

N° attribué par la Bibliothèque.....

**Académie de Montpellier**

**Université Montpellier II  
Sciences et Techniques du Languedoc**

**THESE**

**Présentée à l'Université de Montpellier II : Sciences et Techniques du Languedoc**

**Pour l'obtention du grade de DOCTEUR**

**Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie**

**Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie**

**Ecole Doctorale : Biologie Intégrative**

**Biologie de la Reproduction et Evaluation de la Diversité Génétique  
chez une légumineuse : *Tamarindus indica* L. (Caesalpinioideae)**

**Par Ousmane Boukary DIALLO**

**Soutenue le 30 janvier 2001 devant le Jury composé de:**

<b>Pr Bernard Delay</b>	<b>:</b>	<b>Président</b>
<b>Pr Doyle McKey</b>	<b>:</b>	<b>Directeur de Thèse</b>
<b>Pr Daniel Prat</b>	<b>:</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>Dr Irène Till-Bottraud</b>	<b>:</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>Dr Martine Hossaert-McKey</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>
<b>Dr Hélène Joly</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>
<b>Pr Guinko Sita</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>

N° attribué par la Bibliothèque.....

**Académie de Montpellier**

**Université Montpellier II**

**Sciences et Techniques du Languedoc**

**THESE**

**Présentée à l'Université de Montpellier II : Sciences et Techniques du Languedoc**

**Pour l'obtention du grade de DOCTEUR**

**Spécialité : Biologie des Populations et Ecologie**

**Formation doctorale : Biologie de l'Evolution et Ecologie**

**Ecole Doctorale : Biologie Intégrative**

**Biologie de la Reproduction et Evaluation de la Diversité Génétique  
chez une légumineuse : *Tamarindus indica* L. (Caesalpinioideae)**

**Par Ousmane Boukary DIALLO**

**Soutenue le 30 janvier 2001 devant le Jury composé de:**

<b>Pr Bernard Delay</b>	<b>:</b>	<b>Président</b>
<b>Pr Doyle McKey</b>	<b>:</b>	<b>Directeur de Thèse</b>
<b>Pr Daniel Prat</b>	<b>:</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>Dr Irène Till-Bottraud</b>	<b>:</b>	<b>Rapporteur</b>
<b>Dr Martine Hossaert-McKey</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>
<b>Dr Hélène Joly</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>
<b>Pr Guinko Sita</b>	<b>:</b>	<b>Examineur</b>



## DEDICACE

Je dédis ce document à ma femme **Aminata** et à nos trois filles que sont **Ada**, **Anna** et la petite **Mariétou**. Qu'elles trouvent ici toute la compensation de leur douleur durant mes longs séjours en France.

## REMERCIEMENTS

Je tiens tout d'abord à remercier mon Directeur de thèse, Doyle McKey qui, dans la patience et la rigueur scientifique, a dirigé les travaux de cette thèse. Il a démontré que selon un adage africain "le soleil ne contourne pas un village parce qu'il est petit".

Ce travail n'aurait jamais pu être concrétisé sans le soutien social et moral d'Hélène Joly. Elle m'a amené progressivement à adopter une rigueur d'expression dans la rédaction du document. Elle a su également dans certaines situations difficiles me redonner confiance pour finaliser la rédaction.

J'adresse mes sincères remerciements à Martine Hossaert-McKey qui dans la patience a mis à ma disposition toute son expérience qui m'a permis d'effectuer les travaux sur la biologie de la reproduction. Qu'elle reçoive ici toute ma reconnaissance.

Je me tourne également vers Marie-Hélène Chevallier qui a su diriger et orienter avec brio mes travaux de recherche RAPD au laboratoire du CIRAD-Forêt.

Mes remerciements vont à Monsieur Bernard Delay, Directeur du Centre d'Ecologie Fonctionnelle et Evolutive (CEFE) et à Monsieur Jacques Valeix, Directeur du CIRAD-Forêt, qui ont accepté de m'accueillir au sein de leurs établissements respectifs, et à Monsieur Bernard Mallet, Responsable du programme Arbres et Plantations du Cirad-Forêt qui n'a pas ménagé ses efforts pour me mettre dans de bonnes conditions de travail.

J'adresse toute ma reconnaissance à Daniel Verhaegen, Philippe Deleporte, Philippe Vigneron, Dominique Louppe et Vi Cao, tous chercheurs au CIRAD pour leurs conseils scientifiques et les rapports d'amitié que nous avons entretenus durant mon séjour en France.

A Monsieur Ouédraogo Moussa entomologiste au CNRST Burkina qui a tout mis en œuvre pour déterminer les différents insectes collectés sur le tamarinier.

Je porte une attention toute particulière à Irène Till et Daniel Prat qui ont bien voulu être mes rapporteurs. Qu'ils reçoivent ici ma sincère reconnaissance. Au Professeur Guinko Sita pour ses conseils durant nos brèves rencontres au Burkina.



Enfin, j'en viens à mes amis qui, au delà des rapports professionnels, ont su rendre mon séjour agréable en France . Il s'agit de :

Laurent Ruiz et sa famille, Jean-Marc Gion mon frère breton, Sandrine Petit, Isabelle Pacault, Christelle Bernard et Agnès Doligez pour lesquels j'ai une pensée toute particulière au moment de la finalisation de ce document ;

Alexandre Vaillant et Mireille Poitel, tous les deux techniciens au laboratoire de génétique du CIRAD-Forêt. Chantal Debain au CEFÉ qui m'a beaucoup aidé lors de mes travaux au laboratoire d'histologie du CNRS ;

Anne Catillon et Chantal Diaz, au Secrétariat du département Forêt ;

Michèle Audinet, au laboratoire des graines ;

Nicolas Fauvet et Guillaume Cornu, au service Biométrie ;

Roselyne Lannes qui malgré ses multiples tâches a accepté de contribuer à la mise en forme du document final.

Enfin j'adresse toute ma reconnaissance à mes collègues Burkinabé qui se sont beaucoup investis dans ce travail. Je pense à Madame Somé chercheur à l'INERA, Kama Blaise, Ladji Ouattara et Drissa Coulibaly tous techniciens à Dindéresso. Comment oublier les braves personnes que son Karim Kiendredéogo et Rasmané Ouédraogo tous deux chauffeur à l'INERA qui se souviendrons encore longtemps des douloureuses piqûres de *Xylocopa* lors des captures d'insectes qu'ils reçoivent ici toute ma reconnaissance. A mon ami Nouhoun Barry et sa femme, à mes cousins Madi Diallo, Oumarou Diallo et Seck Ousmane qui ont été soutenu moralement ma famille durant mes longs séjours en France. Je tiens à leur témoigner ici toute ma reconnaissance.

Je ne saurais terminer sans adresser mes très vifs remerciements :

à la Mission Française de Coopération du Burkina qui m'a octroyé une bourse d'étude en alternance durant 6 années ;

à la Fondation Internationale de la Science (IFS) qui a mis à ma disposition une bourse de recherche permettant la réalisation des travaux de recherche sur le terrain ;

aux Directeurs de l'INERA et du CNRST Burkina qui ont accepté ma mise en position de stage durant mon séjour en France.

# SOMMAIRE

## Première Partie : Introduction Générale

I. CONTEXTE GÉNÉRAL .....	1
1. Justification de l'étude .....	1
2. Intérêt de l'étude .....	4
3. But de l'étude .....	6
4. Objectif et choix du matériel biologique .....	7
4.1 Objectif .....	7
4.2. Choix de l'espèce modèle .....	7
5. Questions et hypothèses de travail .....	9
II. PRÉSENTATION DU MILIEU D'ÉTUDE .....	12
1. Pays d'étude .....	12
2. Généralités sur les forêts tropicales sèches .....	12
2.1. Description physique .....	12
2.2. Dynamique des populations .....	14
2.3. Importance économique .....	18
III. PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE .....	20
1. Ethnobotanique .....	20
1.1. Domestication de l'espèce .....	20
1.2. Intérêt socio-économique .....	20
1.3. Les mythes .....	21
2. Biologie de l'espèce .....	23
2.1 Classification .....	23
2.2. Botanique .....	24
2.3. Ecologie .....	26

## Deuxième partie : Biologie de la reproduction

### Chapitre I : Suivis phénologiques

I. INTRODUCTION .....	30
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	34
1. Matériel .....	34
1.1. Site d'étude .....	34
1.2. Matériel végétal .....	34



2. Méthodes .....	35
2.1. Identification des stades phénologiques .....	35
2.2. Protocoles des suivis .....	35
2.3. Analyses statistiques des données .....	37
III. RÉSULTATS .....	38
1. Evolution morphologique de la fleur .....	38
2. A l'échelle de l'inflorescence .....	38
3. A l'échelle de l'arbre .....	38
4. A l'échelle de la population .....	39
4.1. Site de Souroukoudinga .....	39
4.2 Site de Yaté .....	40
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	41

## **Chapitre II : Pollinisation et Pollinisateurs**

I. INTRODUCTION .....	43
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	46
1. Matériel .....	46
1.1. Sites d'étude .....	46
1.2. Matériel végétal .....	46
2. Méthodes .....	47
2.1. Capture des insectes visiteurs .....	47
2.2. Collecte de pollen et test de viabilité .....	47
2.3. Collecte de nectar .....	48
2.4. Analyses statistiques .....	48
III. RÉSULTATS .....	49
1. Détermination des visiteurs .....	49
1.1. Super-famille des Apoidea .....	49
1.2. Super-famille des Vespoidea .....	50
2. Comportement des visiteurs .....	51
2.1. Production de pollen et de nectar .....	51
2.2. Les visites journalières des insectes .....	51
2.3. Méthodes de butinage des visiteurs .....	52
2.4. Autres plantes hôtes des visiteurs .....	52
2.5. Impact des visites sur la floraison et la fructification .....	53
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	54

## **Chapitre III : Système de reproduction**

I. INTRODUCTION .....	60
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	63
1. Matériel .....	63
1.1. Site d'étude .....	63
1.2. Matériel végétal .....	63
2. Méthodes d'étude .....	63
2.1. Constitution de l'allopollen .....	63
2.2. Pollinisations au pinceau .....	63
2.3. Coloration des tubes polliniques .....	64
2.4. Observation des tubes polliniques .....	64
2.5. Variables mesurées dans la production fruitière .....	65
2.6. Analyses statistiques .....	65
III. RÉSULTATS .....	67
1. Germination des tubes polliniques .....	67
1.1. Quantification .....	67
1.2. Progression des tubes polliniques .....	68
2. Production de gousses et de graines/gousse .....	69
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	70

Troisième partie : Organisation de la variabilité génétique
---

## **Chapitre I : Etude des caractères adaptatifs**

I. INTRODUCTION .....	75
II. MATÉRIEL ET MÉTHODES .....	77
1. Site et matériel d'étude .....	77
1.1 Site d'étude .....	77
1.2 Matériel végétal .....	77
2. Méthodes .....	78
2.1. Mise en place des semis et des plantations .....	78
2.2. Dispositif expérimental .....	78
2.3. Paramètres mesurés .....	79
2.4. Analyse statistique des données .....	79
III. RÉSULTATS .....	81
1. Variabilité morphologique des graines .....	81
2. Taux de survie .....	81



2.1. Essai de Gonsé .....	81
2.2. Essai Dindéresso .....	82
3. Croissance .....	82
3.1. Essai Gonsé .....	82
3.2. Essai Dindéresso .....	83
3.3. Comparaison entre les deux sites sur la vigueur .....	83
3.4. Corrélations phénotypiques .....	83
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	85

## **Chapitre II : Etude de la diversité par les marqueurs neutres (RAPD)**

I. INTRODUCTION .....	88
II. MATÉRIEL ET MÉTHODE .....	89
1. Matériel végétal .....	89
2. Méthodes d'étude .....	89
2.1. Extraction de l'ADN génomique total .....	89
2.2. Dosage et vérification de la qualité de l'ADN .....	90
2.3. Amplification par la réaction PCR .....	90
2.4. Technique RAPD (Random Amplified Polymorphism DNA) .....	91
2.5. Amorces testées .....	92
2.6. Analyses statistiques des données .....	92
III. RÉSULTATS .....	94
1. Diversité génétique intra-population .....	94
2. Diversité génétique inter-population .....	94
IV. DISCUSSION ET CONCLUSION .....	96

Quatrième partie : Conclusion générale et perspectives
--

GESTION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES .....	98
---	----

RÉFÉRENCES BIBLIOGRAPHIQUES .....	102
-----------------------------------	-----

## **ANNEXES**

## **LISTE DES TABLEAUX**

### **1. PREMIERE PARTIE**

**Tableau I.1 :** Regroupement des espèces prioritaires au Burkina par thème de recherche.

**Tableau I.2 :** Valeurs nutritives du tamarin.

**Tableau I.3 :** Centre de diversité géographique de quelques tribus des légumineuses, mesurés par le pourcentage du nombre total qui est endémique à chaque région.

### **2. DEUXIEME PARTIE**

#### **Chapitre I : Suivis Phénologiques**

**Tableau II.1.1 :** Caractéristiques géo-climatiques et pédologiques des sites d'étude.

**Tableau II.1.2 :** Répartition des tamariniers par classes de circonférence (cm) à 1,30 m de hauteur à Souroukoudinga

**Tableau II.1.3 :** Répartition des tamariniers par classe de circonférence (cm) à 1,30 m de hauteur à Yaté

**Tableau II.1.4 :** Numéros des arbres sans fleurs et sans fruits durant la période de suivi phénologique à Souroukoudinga.

#### **Chapitre II : Pollinisation et Pollinisateurs**

**Tableau II.2.1 :** Nombre moyen de grains de pollen viable par arbre et par stade phénologique (total obtenu sur 100 fleurs/arbre).

**Tableau II.2.2 :** Plantes visitées par chaque type de pollinisateur dans trois zones écologiques du Burkina.

#### **Chapitre III : Système de reproduction**

**Tableau II.3.1 :** Numéros dans le dispositif de terrain des arbres pollinisés manuellement à Souroukoudinga.

**Tableau II.3.2 :** Traitements de pollinisation effectués sur des fleurs.



**Tableau II.3.3 :** Analyse de variance sur la germination du pollen sur le stigmate.

**Tableau II.3.4 :** Analyse de variance sur le nombre de tubes polliniques dans le style.

**Tableau II.3.5 :** Analyse de variance sur le nombre de tubes polliniques dans l'ovaire.

**Tableau II.3.6 :** Analyses de variance sur le nombre d'ovules fécondés.

**Tableau II.3.7 :** Comparaison des moyennes de cotation du nombre de tubes polliniques pour le facteur mode de pollinisation (Duncan 5%).

**Tableau II.3.8 :** Comparaison des moyennes de cotation du nombre de tubes polliniques pour le facteur arbre (Duncan 5%).

**Tableau II.3.9 :** Analyse de variance sur le nombre de loges.

**Tableau II.3.10 :** Analyse de variance sur le nombre de graines/gousse.

**Tableau II.3.11 :** Comparaison des moyennes des productions fruitières par arbre (Duncan 5%) pour trois modes de pollinisation.

### **3. TROISIEME PARTIE**

#### **Chapitre I : Etude des caractères adaptatifs**

**Tableau III.1.1 :** Caractéristiques géoclimatiques des sites d'étude.

**Tableau III.1.2 :** Liste de provenances mises en comparaison sur les 2 sites d'étude.

**Tableau III.1.3 :** Caractéristiques des sites de récolte.

**Tableau III.1.4 :** Comparaison de la dimension (moyenne de 60 graines) et du poids (100 graines) de 12 provenances.

**Tableau III.1.5 :** Evolution des taux de survie à Gonsé.

**Tableau III.1.6 :** Evolution des taux de survie à Dindéresso

**Tableau III.1.7-III.1.12 :** Analyses de variance année par année sur les accroissements en hauteur et en diamètre à Gonsé.

**Tableau III.1.13-III.1.17 :** Analyses de variance année par année sur les accroissements en hauteur et en diamètre à Dindéresso.

**Tableau III.1.18 :** Matrice des corrélations phénotypiques entre variables de la vigueur à 6 mois et les caractères des graines.

## **Chapitre II : Etude de la diversité par les marqueurs neutres (RAPD)**

**Tableau III.2.1 :** Liste des provenances étudiées par la méthode RAPD.

**Tableau III.2.2 :** Programme d'amplification de l'ADN total par la technique PCR.

**Tableau III.2.3 :** Liste des amorces passées en RAPD.

**Tableau III.2.4 :** Distances génétiques moyennes inter et intra-population à partir de l'indice de Sokal et Michener

## LISTE DES FIGURES

### 1. PREMIERE PARTIE

**Fig. I.1 :** Structure fragmentée des populations de tamarinier en zones sahélienne (a) Soudano-sahélienne (b) et Soudanienne (c).

**Fig. I.2 :** Domaines phytogéographiques des zones sèches en Afrique (d'après MENAUT, 1993).

**Fig. I.3 :** Circuits commerciaux du tamarin dans l'Ouest (a), le Centre (b), et dans le Nord (c) du Burkina.

**Fig. I.4 :** Evolution des légumineuses à partir d'un taxon ancestral et les hypothèses des relations phylogénétiques entre les différents taxons du groupe (d'après POLHILL et al. 1981).

**Fig. I.5 :** Variabilité morphologique du port et du houppier chez le tamarinier en zone sahélienne.

**Fig. I.6 :** Morphologies florales de quelques espèces dans la sous famille des Caesalpinioïdeae (source : Flowering plants, UH Botany).

**Fig. I.7 :** Organes de la reproduction sexuée du tamarinier : la fleur (a), le pollen (b), les ovules (c) et les gousses et les graines (d).

**Fig. I.8 :** Association tamarinier-termitière : près des arbres on trouve des termitières vivantes (a) ou morte (b).

**Fig. I.9 :** Répartition géographique actuelle mondiale du tamarinier (*Tamarindus indica*).

### 2. DEUXIEME PARTIE

#### Chapitre I : Suivis Phénologiques

**Fig. II.11 :** Localisation des sites d'études.

**Fig. II.1.2 :** Répartition spatiale des tamariniers de Souroukoudinga.

**Fig. II.1.3 :** Répartition spatiale des tamariniers de Yaté.

**Fig. II.1.4 :** Stades phénologiques *Tamarindus indica*.

**Fig. II.1.5 :** Evolution des stades phénologiques (FF = fleurs fermées ; FO = fleurs ouvertes ; FRI = fruits initiés) sur les inflorescences de 4 arbres de Dindéresso.



**Fig. II.1.6 :** Evolution de la floraison et de la fructification intra-arbre au sein de la population de Souroukoudinga.

**Fig. II.1.7 :** Evolution du nombre d'arbres en floraison (a) et en fructification (b) au sein de la population de Souroukoudinga (deux cycles de reproduction).

**Fig. II.1.8 :** Evolution de la floraison des arbres qui n'ont pas donnés de fruits (deux cycles de floraison).

**Fig. II.1.9 :** Nombre d'arbres en floraison (a) et en fructification (b) au sein de la population de Yaté.

## **Chapitre II : Pollinisation et Pollinisateurs**

**Fig. II.2.1 :** Quatre pollinisateurs de *Tamarindus indica* en zone Soudanienne et Sahélienne (X10).

**Fig. II.2.2 :** Grains de pollen viables à différents stades phénologiques de la fleur (observation à la binoculaire grossissement X400).

**Fig. II.2.3 :** Suivis journaliers de la production de nectar à différents stades phénologiques de la fleur.

**Fig. II.2.4 :** Heures de visite des insectes et périodes de production de nectar par les fleurs aux stades C et D.

**Fig. II.2.5 :** Quelques espèces végétales visitées au cours de l'année par *Apis mellifera* (A) et *Xylocopa olivacea* (B) dans 3 zones écologiques.

**Fig. II.2.6 :** Impact des visites sur l'évolution ultérieure de la floraison : inflorescences non protégées (a) et protégées (b).

## **Chapitre III : Système de reproduction**

**Fig. II.3.1 :** Ovule fécondé en allopollinisation (a) et non fécondé au stade C (b).

**Fig. II.3.2 :** Nombre de grains de pollen germés sur le stigmate (a), quantité de tubes polliniques dans le style (b) et dans l'ovaire (c), et nombre d'ovules fécondés (d) pour 3 modes de pollinisation.

**Fig. II.3.3 :** De haut en bas : germination du pollen sur le stigmate, croissance des tubes polliniques dans le style et dans l'ovaire : de gauche à droite : (a) autopolinisation, (b) pollinisation libre, et (c) allopollinisation (X400) GP = germination du pollen ; TP = tube pollinique..

**Fig. II.3.4 :** Comportement des tubes polliniques dans l'ovaire en alllopollinisation (a), autopolinisation (b) et pollinisation libre (c) (X400).

**Fig. II.3.5 :** Effet du mode de pollinisation sur la formation des fruits (a) ; de loges/gousses (b) ; de graines/gousses (c) ; et du taux d'abscission des fleurs.

### **3. TROISIEME PARTIE**

#### **Chapitre I : Etude de la diversité par les caractères adaptatifs**

**Fig. III.1.1 :** Localisation des sites de récolte des provenances étudiées en essais comparatifs sur le terrain et au laboratoire.

**Fig. III.1.2 :** Elevage des plantules en pépinière et comportement des plantes sur le terrain (essai Dindéresso : 1994)

**Fig. III.1.3a à III.1.3d :** Illustration de la variabilité de la dimension des graines de 12 provenances de tamarinier

**Fig. III.1.4 :** Accroissements cumulés de la hauteur à Gonsé pour neuf provenances comparées de 1990-1993.

**Fig. III.1.5 :** Accroissements en hauteur sur la station de Dindéresso de 1990-1995.

**Fig. III.1.6 :** Evolution de la vigueur de croissance (hauteur et diamètre) à Dindéresso et à Gonsé.

**Fig. III.1.7 :** Analyse en Composantes Principales (ACP) sur les variables (a) et les individus (b) (essai de Dindéresso).

#### **Chapitre II : Etude de la diversité par les marqueurs RAPD**

**Fig. III.2.1 :** Principe du polymorphisme détecté avec les amorces arbitraires (RAPD).

**Fig. III.2.2 :** Migration après amplification de l'amorce K06.

**Fig. III.2.3 :** Analyse Factorielle des Correspondances sur les individus.

**Fig. III.2.4 :** Arbres phénétiques obtenus à partir des indices de Sokal et Michener (a) et de Jaccard (b).

## **LISTE DES ANNEXES**

**Annexe II. 3.1** : Protocole de fixation, coloration et observation de tubes polliniques in vitro par fluorescence au bleu d'aniline.

**Annexe III.1.1** : Dispositif expérimental en Blocs Complets Randomisés Monoarbre (Essai Dindéresso).

**Annexe III.2.1** : Méthode d'extraction de l'ADN génomique total de Bousquet.

**Annexe III.2.2** : Méthode d'extraction de l'ADN génomique total de mini QIAGEN.



<b>LISTE DES ABREVIATIONS ET CIGLES</b>
---

- CNSF** : Centre National des Semences Forestières.
- INERA** : Institut de l'Environnement et de la Recherche Agricole.
- CNRST** : Centre National de la Recherche Scientifique et Technologique.
- DPF** : Département Productions Forestières.
- CILSS** : Comité Inter-état de Lutte contre la Sécheresse au Sahel.
- FAO** : Organisation des Nations Unies pour l'Alimentation et l'Agriculture.
- IUFRO** : International Union of Forestry Research Organisations.

**PREMIERE PARTIE :  
INTRODUCTION GENERALE**



## **I. CONTEXTE GÉNÉRAL**

### **1. Justification de l'étude**

A l'entrée du 21<sup>ème</sup> siècle, de nombreux pays africains sont à la recherche d'un modèle de développement économique. Satisfaire les besoins alimentaires et énergétiques des populations, dont la croissance démographique est peu maîtrisée, constitue une priorité pour les pouvoirs publics.

Dans les pays du Sahel, où l'économie repose essentiellement sur l'agriculture et l'élevage, la perte des ressources animales et végétales et la dégradation des sols au cours des vingt dernières années de sécheresse ont eu de graves répercussions sur l'économie et la sécurité alimentaire. Face à la dégradation des conditions de la vie sociale dans les zones rurales, la commercialisation des produits issus de la forêt est apparue comme une alternative pour diminuer les risques dus aux aléas climatiques. En effet, depuis fort longtemps les populations locales tirent directement de la forêt les ressources naturelles dont elles ont besoin pour vivre (bois de feu et de service, feuilles, inflorescences, fruits et fourrage).

Pourtant en Afrique tropicale sèche, les forêts ont peu bénéficié de programmes de recherche sur la gestion, l'aménagement et la valorisation des produits ligneux et non ligneux. Aujourd'hui, les besoins énergétiques et alimentaires de plus en plus importants dans les centres urbains ont augmenté les pressions sur les formations végétales. Cependant, faute d'un plan de gestion, les forêts n'arrivent plus à assurer la couverture des besoins vitaux pour les populations. Les revenus financiers que procure la commercialisation du bois et des fruits ont fondamentalement modifié les objectifs de l'exploitation de la forêt. On est passé d'une économie de subsistance à une économie de marché. De plus, les conditions climatiques désastreuses, la conquête de nouvelles terres de culture et le surpâturage ont entraîné la dégradation progressive des habitats naturels. On assiste alors à un rétrécissement continu du couvert végétal.



Tableau I.1 : Regroupement des espèces par thème de recherche en amélioration des ligneux en 1989 (BILLAND et DIALLO, 1991)

Thèmes de recherche	Types d'usages	Espèces
Espèces à rôle principalement alimentaire	Feuilles	<i>Adansonia digitata</i>
	Fruits	<i>Tamarindus indica</i> <i>Ziziphus mauritiana</i> <i>Sclerocarya birrea</i>
Espèces à vocation bois d'oeuvre et de service	Bois d'oeuvre	<i>Khaya senegalensis</i> <i>Gmelina arborea</i> *
	Bois de service	<i>Anogeissus leiocarpus</i> <i>Eucalyptus camaldulensis</i> *
Espèces de lutte contre la désertification	Reboisement	<i>Acacia nilotica</i> <i>Acacia raddiana</i> <i>Acacia senegal</i> <i>Prosopis juliflora</i> *
	Usage agroforestier	<i>Faidherbia albida</i> <i>Prosopis africana</i>

\* Espèces exotiques

Suite aux années de sécheresse récurrente de 1970-1984, les autorités politiques et les communautés scientifiques ont cerné toute l'importance de la contribution des espèces ligneuses aux économies locales et nationales, ainsi que le potentiel de production qu'elles représentent pour le bien-être des populations et le développement économique des pays sahéliens. La valorisation et la préservation des ressources biologiques sont donc apparues comme une nécessité pour assurer un développement durable dans les pays du Sahel. C'est dans ce contexte que le Comité Inter Etat de Lutte contre la Sécheresse au Sahel (CILSS) a élaboré en 1989 un programme régional de recherche forestière dans ces états membres, dans le cadre du projet régional des semences forestières CILSS/FAO/IUFRO. Pour lutter contre la désertification et les effets de la sécheresse, les structures de recherche (Centre National des Semences Forestières et Institut de l'Environnement et de la Recherche Agricole) du Burkina ont approuvé lors du VI<sup>ième</sup> Comité National de la Recherche Forestière (CNRF) tenu à Ouagadougou en décembre 1989, un programme d'amélioration génétique des ligneux forestiers. Celui-ci s'est intégré dans une perspective régionale de création de centres nationaux de semences forestières. En s'appuyant sur le bilan parfois décevant de l'introduction des espèces exotiques, le comité a défini une nouvelle liste d'espèces prioritaires constituée principalement d'essences locales sur lesquelles se sont focalisés les travaux de recherche pendant cinq ans. Dans le souci de répondre aux besoins des consommateurs les espèces ont été classées en trois groupes (tableau I.1) en fonction du rôle qu'elles jouent sur le plan socio-économique (BILLAND et DIALLO, 1991). A partir de 1995, pour mieux valoriser les résultats de la recherche et les rendre plus accessibles aux structures de développement, les pays membres du CILSS ont chacun élaboré leurs stratégies de recherche. Celles-ci se veulent multidisciplinaires afin de prendre en compte toutes les dimensions du problème. Car c'est dans ces conditions seules que les résultats obtenus pourront aboutir à des propositions et à des pratiques acceptables par les utilisateurs. Une nouvelle liste d'espèces prioritaire a été définie. A partir des critères recherchés pour chaque groupe d'espèces le volet amélioration génétique des ligneux du Département Production Forestière (DPF) de l'INERA a défini un schéma directeur pour la sélection du matériel végétal performant



(CNRST, 1995). Chez les fruitiers locaux en cours de domestication, la valorisation doit promouvoir simultanément la mise en place de vergers de production et la gestion *in situ* des populations naturelles. La conservation du potentiel génétique apparaît alors comme un préalable pour valoriser et gérer de façon durable les ressources phytogénétiques. Une telle démarche nécessite de bien connaître la biologie des espèces cibles, la dynamique de leurs populations, ainsi que les potentialités génétiques du matériel existant sur l'ensemble de l'aire de répartition de l'espèce. Aujourd'hui, dans les zones tropicales semi-arides, toutes les stratégies d'aménagement des forêts et les méthodes de gestion préconisées pour des ressources forestières se heurtent à l'absence d'informations scientifiques dans ce domaine. Le peu de connaissances sur les interactions entre les différentes composantes de l'écosystème forestier limite encore les capacités d'action, en matière d'élaboration des politiques forestières pertinentes. Or depuis la conférence de Rio en 1992, les ressources génétiques sont considérées comme le patrimoine national de chaque pays, leur utilisation et leur conservation doivent alors faire l'objet d'une volonté politique nationale explicite.

Ainsi chaque pays possède sa propre politique de gestion et de conservation des ressources génétiques. Les plantes cultivées (sorgho, riz, maïs, agrumes...) possèdent pour leur part un riche potentiel en ressources génétiques protégées et entretenues par les utilisateurs et les centres de recherche (FAO, 1996). Les espèces fruitières pas encore domestiquées ne font pas l'objet d'une protection particulière, mais elles sont pourtant utilisées localement pour l'alimentation. Les espèces surexploitées (prélèvements excessifs) ou mal exploitées (émondage intense des branches fructifères des meilleurs phénotypes) assurent mal leur régénération par graines. Ce qui entraîne une dégénérescence des populations et les prédispose à une érosion génétique. Il apparaît donc essentiel de protéger ces espèces par une gestion rationnelle et une conservation des populations naturelles. Dans ce contexte, la conservation *in situ* des ressources génétiques apparaît comme la première action absolument essentielle au succès à long terme de toutes les autres formes de conservation de la biodiversité (RIGGS, 1990).



## 2. Intérêt de l'étude

Les effets bénéfiques de la biodiversité sur le développement socio-économique des Etats ont été énoncés par PEARCE et MORAN (1996). L'aménagement des forêts de production doit prendre en compte les besoins des populations humaines vivant des produits forestiers et le souci de préserver le patrimoine génétique existant. Cependant on constate un lent mouvement de prise de conscience au plan mondial sur la nécessité de préserver les grands équilibres des écosystèmes (climat et biodiversité). En Afrique sahélienne, il existe à ce sujet une contradiction entre le niveau d'utilisation des ressources phytogénétiques forestières et celui de leur protection.

La biodiversité, qui est le produit de millions d'années d'évolution, nécessite la mise en oeuvre de stratégies pour sa préservation. Ces stratégies requièrent une vision à la fois sur le présent et le passé des populations et des espèces (LYNCH, 1996), afin de mieux cerner l'ensemble des mécanismes qui ont conduit à leur structure génétique et spatiale actuelle. Selon LEGAY et DEBOUZIE (1985), l'étude des populations naturelles quelles que soient les variations qui assurent la survie de l'espèce et entraînent son évolution, est fondamentale pour comprendre l'histoire des traits de vie de l'espèce considérée. Cette étude revêt plusieurs aspects parmi lesquels on peut citer la connaissance de la diversité génétique et des mécanismes de la reproduction.

Dans les pays en développement, les quelques stratégies nationales de conservation préconisées font actuellement une large place à la conservation *in situ* (FAO, 1996). L'une des caractéristiques de cette forme de conservation est d'assurer la poursuite de l'évolution (FRANKEL, 1981), en évitant une perte rapide de la variabilité. L'idéal de tout programme de conservation est donc d'assurer la survie à long terme des espèces et le maintien des processus écologiques ainsi que ceux de l'évolution (HAMRICK et GODT, 1996). Aujourd'hui les méthodes d'aménagement des forêts soudaniennes et sahéliennes, le plus souvent sont inspirées de celles appliquées dans les forêts humides, qui selon SCHMIDT (1987) font intervenir des éclaircies de dégagement des jeunes arbres d'essences d'intérêt commercial. Or, selon NAMKOONG (1991), pour que la gestion des ressources

génétiques soit efficace, elle doit assurer le maintien d'un système dynamique à l'intérieur des forêts. Ce qui suppose alors le maintien des interactions qui s'exercent entre les différents éléments qu'elles abritent. Le principe fondamental qui doit alors guider le mode d'aménagement d'une forêt est de s'appuyer sur une bonne connaissance de l'écologie de la forêt et de la biologie des populations des principales espèces d'intérêt écologique et/ou socio-économique que celle-ci abrite (FAO, 1996). Les aménagistes doivent alors maîtriser les différentes interactions qui existent entre les différentes composantes de la forêt. De ce fait, la connaissance et la compréhension de la dynamique des populations ainsi que la diversité génétique des espèces apparaissent comme des données essentielles pour une gestion durable.

Au cours des dix dernières années, des controverses scientifiques sont apparues sur les liens entre le niveau de la diversité génétique et la survie des populations. HAMRICK (1983), FALK et HOLSINGER (1991), ELLSTRAND et ELAIN (1993) et LOESCHCHE *et al.* (1994) ont souligné que la connaissance de la génétique des espèces est essentielle pour élaborer des stratégies de conservation des espèces végétales. Cependant d'autres comme LANDE (1988), SCHEMSKE *et al.* (1994) doutent que la diversité génétique puisse jouer un rôle décisif dans la survie des espèces et de leurs populations. Ces auteurs pensent que l'extinction des populations est due essentiellement à la destruction de l'habitat et aux changements de l'environnement. Tous les biologistes s'accordent à dire que les effets combinés des facteurs écologiques et des caractéristiques démographiques des populations jouent un rôle dominant à court terme dans la survie des populations des espèces végétales (HAMRICK et GODT 1996).

Selon HAMRICK et GODT (1989), HAMRICK *et al.* (1992) et LOVELESS (1992), sept facteurs biologiques, écologiques ou historiques interviennent dans la quantification de la diversité génétique :

- \* l'appartenance taxonomique
- \* la région géographique
- \* l'aire de répartition de l'espèce
- \* le système de reproduction (autogamie ou allogamie)



- \* la dissémination des graines
- \* le mode de reproduction (sexuée ou asexuée)
- \* le statut successional.

De tous ces facteurs HAMRICK et *al.* (1992) ont souligné que les facteurs les plus explicatifs sont l'aire de répartition et le système de reproduction.

A ces sept facteurs nous pouvons ajouter le déroulement de la floraison en liaison avec l'émergence et le comportement des agents qui assurent le transport du pollen dans le cas de la reproduction sexuée.

Le régime et le système de reproduction des végétaux supérieurs, qui sont en étroite relation avec les forces de l'évolution (sélection, migration, mutation et dérive) conditionnent la structure génétique et la dynamique des populations naturelles. Chez les espèces à reproduction sexuée, la valeur sélective des descendants au sein d'une population est liée en partie aux processus qui affectent la fructification. Cette valeur sélective est fonction de leur capacité à germer et de leur aptitude à survivre dans le milieu. Donc la quantité et la qualité de graines présentes dans le sol sont les premiers facteurs qui agissent sur la valeur sélective d'une population. Le plus souvent le manque de viabilité et le défaut de fertilité des graines sont la conséquence d'une dépression de consanguinité, qui elle-même est le résultat du mode de pollinisation. Les résultats de nos travaux permettront d'envisager d'une part la valorisation des fruitiers en cours de domestication par l'élaboration des stratégies de gestion des populations naturelles et des plantations de production, et d'autre part la conservation des ressources génétiques alliant les méthodes *in situ* et *ex situ*, grâce à une meilleure connaissance des interactions qui existent entre les composantes de la forêt.

### 3. But de l'étude

Notre étude se situe à l'échelle des populations et le pas de temps est relativement court (quelques centaines d'années). A cette échelle les paramètres qui importent pour comprendre la dynamique des populations sont la diversité génétique et les relations entre



les populations et les autres composantes biotiques et abiotiques de l'écosystème (pollinisateurs, autres espèces du peuplement, le bétail, l'homme, les parasites, le vent, la pluie, etc.). Dans un tel cas, l'étude de la diversité génétique a pour but d'estimer l'importance de la variabilité au sein d'une espèce (FRITSCH et RIESEBERG 1996), et de suivre son évolution au cours du temps. En effet les pertes de la diversité génétique ne peuvent se mesurer dans les programmes de conservation *in situ* et *ex situ* que si l'on connaît celle des populations naturelles (HAMRICK et GODT 1996). L'importance et l'organisation de la diversité génétique peuvent être examinés dans chaque organisme vivant et classé de manière hiérarchique de la micro à la macro évolution et l'analyse de la biodiversité n'est rien d'autre que l'analyse de la diversité génétique (AVISE, 1996). De plus, pour comprendre l'ensemble des processus qui sont responsables (changement du milieu ; relation entre l'espèce étudiée et son milieu au sens large) de cette variation, la biologie de la reproduction est à même de fournir les renseignements nécessaires.

#### **4. Objectif et choix du matériel biologique**

##### **4.1 Objectif**

Notre étude s'inscrit dans un objectif général de la connaissance des espèces sahéliennes. Il s'agit d'acquérir des données sur la diversité génétique et la reproduction sexuée chez une espèce fruitière en cours de domestication, afin de mieux évaluer le degré de polymorphisme génétique à travers son aire de répartition géographique et de comprendre le fonctionnement de ses populations naturelles au Sahel.

##### **4.2. Choix de l'espèce modèle**

Nous avons choisi comme modèle de plante *Tamarindus indica* L. (tamarinier). C'est une espèce d'intérêt économique, à usages multiples, répartie aujourd'hui dans toute la zone tropicale. Le choix du tamarinier tient à quatre raisons essentielles :

1. Le peu de connaissances sur l'organisation de sa diversité génétique nourrit de nombreuses controverses sur son aire d'origine et sur les échanges du matériel végétal.

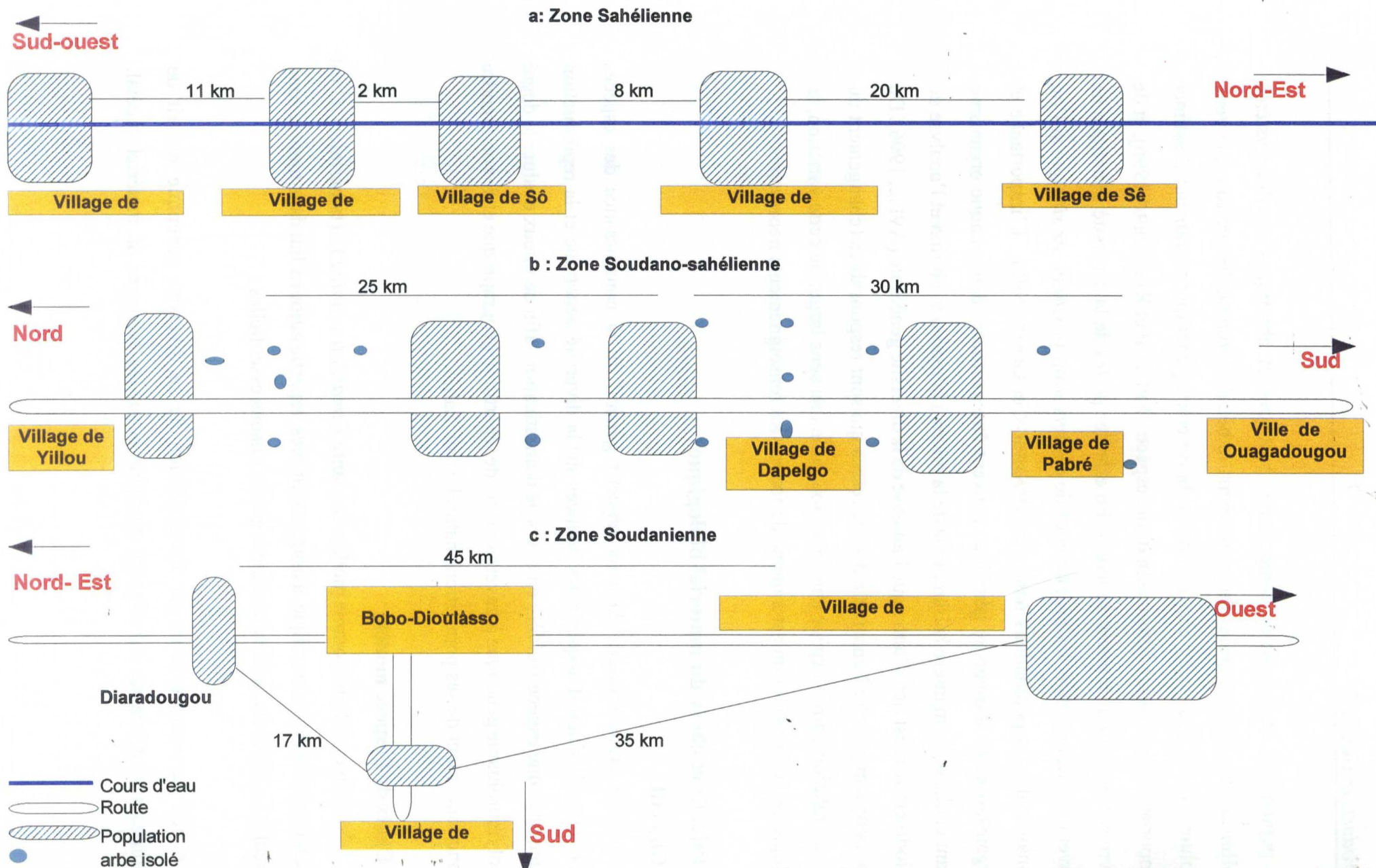


Fig .I.1 : Structure fragmentée des populations de tamarinier en zones Sahélienne (a) Soudano-sahélienne (b) et Soudanienne (c)



Aujourd'hui, on dispose de peu d'information sur le brassage génétique inter-population qui s'est opéré depuis des centaines, voir des milliers d'années.

2. Les populations de tamarinier se singularisent par leur petite taille, allant de quelques individus isolés à des populations constituées de 10 à 60 arbres. Le tamarinier est une espèce peu grégaire, la densité varie de 1 à 10 individus/ha. Une telle disposition spatiale peut limiter le flux de pollen intra-population, qui va favoriser l'autogamie des individus les plus marginaux. A ce sujet, WILCOVE et *al.* (1993) ont souligné que si la distance de dissémination des propagules est courte, le seuil de l'effectif efficace en dessous duquel une population végétale est menacée de disparition est de 100 individus.

3. Les prospections que nous avons effectuées dans trois zones écologiques du Burkina, suivant trois transects, montrent 3 types de distribution spatiale des populations suivant les zones écologiques (fig. I.1). L'impact de la structure spatiale des populations d'arbres sur la diversité génétique réside dans le fait que la fragmentation et l'isolement géographique sont à l'origine du rétrécissement de la base génétique des populations naturelles. De plus l'apparition de nouvelles populations de tamarinier dans de nouvelles zones se traduit le plus souvent par leur isolement géographique complet.

**Le type A :** cette structure se rencontre principalement au Sahel. Les populations se regroupent le long des cours d'eau. Dans la vallée de la rivière Yaté on constate que les populations sont fortement fragmentées en sous-populations distantes les unes des autres de 2 à 3 kilomètres. Selon les collectivités locales, cette fragmentation est le résultat de la succession cyclique des années de sécheresse (1972, 1974 et 1984) qui a entraîné une forte diminution des effectifs d'arbres. Aujourd'hui, les populations sont localisées exclusivement le long du cours d'eau qui constitue leur dernière zone refuge. Les individus sont tous adultes et vieillissant et il n'y a pratiquement pas de régénération naturelle. Ce qui entraîne une dégénérescence continue des populations.

**Le type B :** Les arbres sont distribués de manière plus ou moins homogène sur l'ensemble du transect. Les individus intermédiaires servent de plantes de jonction entre les populations



qui sont de très petite taille mais fortement étirées aux limites mal définies. Cette structuration se rencontre généralement dans la zone soudano-sahélienne.

**Le type C :** Ce type de structuration se rencontre en zone soudanienne. Les populations sont isolées les unes des autres et ne sont pas reliées par des individus intermédiaires. Elles sont distantes d'environ 15 à 20 kilomètres. Les individus sont de différentes générations, ce qui traduit une bonne régénération naturelle.

4. L'observation des populations naturelles pendant la période de reproduction montre une forte floraison suivie d'une fructification faible et parfois même nulle.

## 5. Questions et hypothèses de travail

Dans les pays sahéliens et soudaniens, l'amélioration de l'approvisionnement en tamarin viendra de la gestion des populations naturelles et de la mise en place des vergers de production. Or la gestion durable des populations de tamarinier qui sont fragmentées, de petite taille et soumises à une forte exploitation humaine est entravée par l'absence de données biologiques. De plus, l'introduction d'un nouveau matériel de sélection nécessite de bien comprendre l'organisation de la diversité génétique de l'espèce à travers son aire de répartition géographique. Quatre questions se posent :

- a) quelle est le centre de diversité génétique de *Tamarindus indica* L.?
- b) quelles hypothèses peut-on émettre sur l'origine des tamariniers d'Afrique ?
- c) quelles sont les relations phylogénétiques entre les différentes populations à travers l'aire de répartition actuelle de l'espèce ?
- d) quel est le degré de polymorphisme au sein de l'espèce ?

Pour répondre aux trois premières questions, nous sommes partis de trois hypothèses :

- a) l'espèce est originaire de l'Inde et aurait été introduite par les marchands arabes en Afrique à partir de la côte Est du continent.
- b) L'espèce est native en Afrique et à Madagascar et à été introduite en Inde à une époque

très lointaine puis s'est propagé à travers toute l'Asie.

c) le tamarinier est autochtone en Asie et en Afrique.

La dernière question permet de poser deux nouvelles hypothèses :

a) la diversité génétique inter-population et intra-population est élevée compte tenu de l'aire de distribution très large de l'espèce;

b) l'organisation de la diversité à partir des caractères phénotypiques est la même que celle observée avec les marqueurs neutres dominants.

Pour tester nos cinq hypothèses nous avons utilisé deux approches, qui sont l'étude comparée des caractères adaptatifs et l'évaluation de la diversité génétique par les marqueurs moléculaires (RAPD).

On note également chez le tamarinier qu'en plus de l'effectif réduit des populations naturelles, s'ajoute la faible productivité des arbres. Or l'avenir des populations naturelles est sous la dépendance des processus biologiques et écologiques qui orientent la régénération naturelle. Pour le tamarinier, dont la reproduction préférentielle est de type sexuée, la régénération naturelle sera sous l'influence des processus biologiques qui assurent le meilleur succès à la survie des générations suivantes. Donc pour comprendre l'ensemble de ces processus il faut répondre à deux questions fondamentales :

a) quels sont les mécanismes biologiques ou écologiques qui déterminent le succès de la reproduction sexuée du tamarinier ?

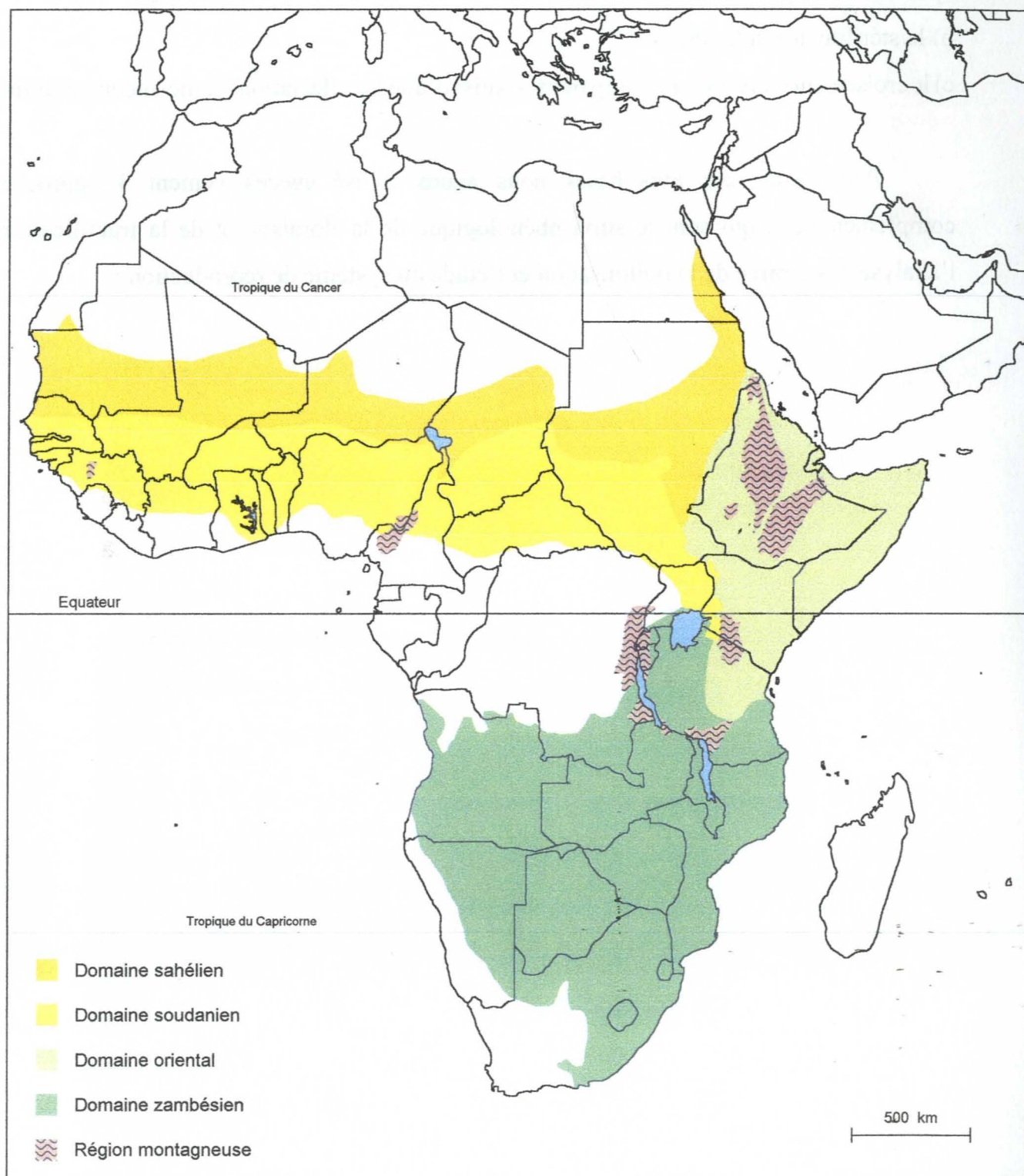
b) et Partir des informations recueillies quel est le devenir des populations naturelles ?

Nous avons alors voulu identifier les facteurs qui contrôlent le déroulement de la reproduction sexuée, en émettant trois hypothèses biologiques susceptibles d'expliquer le faible rendement en fruits au sein d'une population :

- a) le déficit en pollinisation ;
- b) la stérilité des individus ;
- c) le croisement entre individus apparentés, suivi d'une manifestation d'auto-incompatibilité.

Pour tester ces hypothèses nous avons utilisé successivement 3 approches complémentaires, qui sont le suivi phénologique de la floraison et de la fructification, l'analyse descriptive de la pollinisation et l'étude du système de reproduction.





N. Fauvet CIRAD-Forêt 1996

**Fig. I.2 : Domaines phytogéographiques des zones sèches en Afrique (d'après MENAUT 1983)**

## II. PRÉSENTATION DU MILIEU D'ÉTUDE

### 1. Pays d'étude

Le Burkina est un pays enclavé (point le plus proche de la mer à 700 km), situé au centre de l'Afrique occidentale, qui couvre une superficie de 265.000 km<sup>2</sup>. Il a un climat tropical sec, qui se subdivise en trois sous climats. Il s'agit des climats sahélien au nord, soudano-sahélien au centre et soudanien au sud et à l'ouest. Les vents dominants sont constitués par un alizé continental appelé harmattan, qui souffle du nord-est vers le sud-ouest de novembre à mai, et par un vent marin appelé mousson qui souffle du sud-ouest vers le nord-est de mai à octobre. Les précipitations sont sous l'influence du Front Inter-Tropical (FIT), dont la position varie au cours de l'année. De par sa flore et sa végétation, le Burkina appartient à la région phytogéographique soudano-zambézienne. Chaque domaine est subdivisé en deux secteurs qui sont le domaine sahélien et soudanien, qui se subdivise en d'autres sous secteurs repérables par leur végétation qui suit le découpage climatique (GUINKO, 1984). Elles vont des steppes dans le nord aux forêts denses sèches plus au sud en passant par les forêts claires arborées dans la zone centrale. Ces types de formations sont réunies sous l'appellation commune de forêts sèches.

### 2. Généralités sur les forêts tropicales sèches

#### 2.1. Description physique

##### 2.1.1. Superficie et formations végétales

###### 2.1.1.1. Superficie

Les zones tropicales sèches se rencontrent sur les cinq continents. Cependant, environ 66% des régions écologiques sèches et très sèches se situent en Afrique (FAO 1997). Selon MENAUT (1983), les zones tropicales de l'Afrique de l'ouest et centrale correspondent au centre régional d'endémisme soudanien qui couvre 3,7 millions de km<sup>2</sup> et à la zone de transition du Sahel qui couvre 2,8 millions de km<sup>2</sup>, soit une superficie totale de 6,5 millions de km<sup>2</sup> (Fig. I.2).



### 2.1.1.2. Formations Végétales

LETOUZEY (1982) distingue cinq types de forêts tropicales sèches :

- les forêts denses sèches dont la fermeture est supérieure à 80% ;
- les fourrés qui sont des formations fermées denses discontinues dont la couverture est supérieure à 80% ;
- les forêts claires qui sont des peuplements ouverts avec une strate ligneuse qui constitue 40 à 60% du couvert végétal ;
- les savanes, formées par un tapis de graminées vivaces parsemées plus ou moins densément d'arbres ou d'arbustes aux troncs sinueux ;
- les steppes constituées par des formations herbeuses ouvertes, comportant un tapis herbacé discontinu constitué principalement d'espèces annuelles.

### 2.1.2. Climat

Les zones sèches de l'Afrique sont caractérisées par un climat tropical. Cependant GIFFARD (1974) souligne que la vision simplifiée qui consiste à croire que dans les zones soudanienne et sahélienne, l'année ne comporte qu'une saison sèche et une saison des pluies, ne permet pas de comprendre de manière scientifique le comportement et la répartition des espèces dans cette zone. Selon l'auteur, les agriculteurs et éleveurs sénégalais, se basant sur la pluviosité et sur la progression des températures, divisent l'année en cinq périodes, qui nuancent avec les subdivisions régionales qu'on continue de délimiter par une zonation sommaire latitudinale des isohyètes annuelles. En effet ces subdivisions empiriques qui apparaissent mal à travers les moyennes mensuelles de la météorologie revêtent une importance capitale, car elles rythment avec la dynamique de la végétation. De nombreuses espèces végétales pourraient ainsi s'accommoder des variations qui affectent chaque phase à l'échelle globale. Leur rythme phénologique répondraient ainsi aux fluctuations qui s'effectuent à l'intérieur de chaque phase indépendamment du calendrier ordinaire de la météorologie. Signalons également que les variations à l'intérieur du climat tropical sont si importantes qu'on a du mal à extrapoler les résultats d'un site à l'autre. Par exemple on note des pluies hors saison dans la zone soudannienne dite "pluies des mangues". On connaît peu



de choses quant à l'impact de telles précipitations sur le déroulement des phases phénologiques lors du cycle suivant de la reproduction. On peut toutefois penser que de tels changements environnementaux sont à même d'influencer la précocité de la floraison de certaines espèces végétales.

## **2.2. Dynamique des populations**

Les forêts tropicales sèches sont des milieux généralement ouverts qui comportent des conditions limites pour la croissance des végétaux. Elles sont constamment soumises à des conditions climatiques peu propices et à des pratiques humaines (feux de brousse, surpâturage, exploitation humaine) qui ont modifié au cours de générations successives, les stratégies de survie des espèces végétales. La dynamique des populations naturelles des forêts sèches dépend de la régénération naturelle et éventuellement des activités humaines.

### **2.2.1. Régénération**

La régénération naturelle dans les zones semi-arides d'Afrique se fait principalement par voie sexuée. Un petit nombre d'espèces se multiplient par voie végétative. Cependant, pour les espèces d'intérêt économique à reproduction sexuée, dont les graines sont la plupart du temps exportées hors de l'aire naturelle (fruitiers) ou qui ne se reproduisent pas parce que soumises perpétuellement à des émondages intensifs (plantes fourragères, certains fruitiers), le mode de régénération par graines demeure fortement compromis. Ces espèces peuvent alors se reproduire facultativement par drageonnage. On assiste alors à des systèmes mixtes de régénération. DORAN *et al.* (1983) et TYBIRK (1991) ont noté chez les légumineuses sahéliennes que la régénération dépend de 4 facteurs qui sont la voie de dissémination, la prédation, la germination des graines et la survie des plantules.

#### **a) La voie de dissémination**

La dissémination des graines est assurée par les mammifères, les oiseaux, le vent et l'eau. Certaines légumineuses, considérées comme des arbres et arbustes adaptés aux environnements semi-arides, ont leurs graines qui sont disséminées par le vent. En effet ce

mode de dissémination concerne environ la moitié des espèces de légumineuses dans ce milieu. Pour l'autre moitié dont fait partie le tamarinier, la dissémination se fait par l'intermédiaire des mammifères sauvages et domestiques de la zone sahélienne et par l'homme. TYBIRK (1991) note que la richesse de la faune ongulée a sûrement favorisé l'adaptation des espèces à la dissémination de leurs graines par les herbivores.

b) La prédation des graines

En zone soudanienne et sahélienne, la prédation des graines est très forte et cela a probablement joué sur les stratégies d'adaptation pendant la période de reproduction. GAUTIER-HION (1990) note que chez les espèces des forêts tropicales humides subissant une forte prédation, il y a un regroupement de la fructification dont la fonction adaptative est de saturer les besoins des prédateurs, afin qu'une partie des graines échappent à la prédation. Chez les espèces sahéliennes, la stratégie consiste à étaler la période de fructification dans le temps et dans l'espace. Dans certains cas la prédation peut être un facteur favorable à la germination. Par exemple, LAMPREY et *al.* (1974), COE et COE (1987) et ERNST et *al.* (1989) ayant discuté l'impact de l'infestation des bruches sur la faculté germinative des graines chez les légumineuses en zone sahélienne ont déduit que seule la consommation de l'embryon constitue un frein à la germination. HAVELY (1974), DORAN et *al.* (1983) et COE et COE (1987) ont conclu alors que l'infestation des graines par les bruches augmentait la perméabilité du tégument à l'eau. Chez *Faidherbia albida* Del., DEPOMMIER (1996) a noté la nécessité du passage des graines dans le tube digestif des ruminants pour assurer une bonne germination.

c) Le succès de la germination

Généralement, le succès de la germination est sous la dépendance de la qualité génétique des graines et des facteurs du milieu. Pour les espèces allogames, cette qualité dépend de la nature du pollen (autopollen ou allopollen) qui a participé à la création des descendants. Souvent, les graines issues d'auto pollinisation ont un faible pouvoir germinatif dû probablement à une dépression de consanguinité. Signalons aussi que la forte prédation des



plantules et les rudes conditions climatiques font que la levée de dormance des graines est différée, afin d'assurer le succès de la survie de la génération suivante.

#### d) La croissance des plantules

Les plantules des espèces tropicales des zones sèches sont constamment sous la menace de la dent du bétail et des feux de brousse. Leurs chances de survie jusqu'à l'état adulte sont proches de zéro (TYBIRK, 1991). De ce fait leur croissance est fonction de leur aptitude à s'affranchir rapidement du broutage et de leur capacité à résister aux feux de brousse.

### 2.2.2. *Impact des pratiques humaines*

L'exploitation des ligneux forestiers joue un rôle important dans les processus démographiques et génétiques des populations d'arbres. Les pratiques humaines modifient visiblement les caractéristiques des individus engagés dans la reproduction, en diminuant non seulement leur nombre et leur qualité mais également en modifiant leur distribution spatiale. Or la pression sur les ressources renouvelables a considérablement augmenté ces dernières années au Sahel, principalement du fait de la croissance démographique et de l'augmentation du cheptel.

#### a) Le défrichage

En zone soudano-sahélienne et sahélienne, le faible niveau de fertilité des sols et le coût élevé des intrants agricoles poussent les agriculteurs constamment à la conquête de nouvelles terres cultivables pour maintenir un niveau de production satisfaisant. Cette agriculture itinérante se traduit par une déforestation continue. Les anciennes terres agricoles sont abandonnées sous forme de jachère dont la durée de recyclage peut atteindre 20 ans. Le défrichement de nouvelles parcelles se traduit par l'élimination des espèces dites secondaires au profit des espèces à fort intérêt économique (*Vitellaria paradoxa*, *Parkia biglobosa*, *Tamarindus indica*). Ce paysage agricole associant l'arbre et les cultures et existant depuis des millénaires dans les savanes africaines a reçu la dénomination de parc agroforestier. L'ICRAF (1994) donne la définition suivante : c'est un système d'utilisation des terres dans

lequel des végétaux ligneux pérennes sont délibérément conservés, en association avec les cultures et/ou l'élevage dans un arrangement spatial dispersé et où existent à la fois des interactions écologiques et économiques entre les ligneux et les autres composantes du système. De telles pratiques culturelles modifient de manière significative non seulement la distribution spatiale des populations mais aussi le niveau de diversité génétique intra population.

b) L'exploitation excessive des arbres

Les longues saisons sèches, qui diminuent la capacité de charge des pâturages herbacés pendant une bonne partie de l'année, amènent les éleveurs à exploiter les ligneux fourragers pour nourrir leurs animaux. L'utilisation peut aller du simple émondage à la coupe totale de l'arbre. Chez le tamarinier, la récolte des gousses, qui se fait souvent par émondage des branches fructifères, compromet les fructifications ultérieures. Cette pratique affecte ainsi la régularité de la régénération par graines. De tel modes d'exploitation des ligneux peuvent modifier la stratégie de reproduction des espèces, certaines d'entre elles peuvent émettre des drageons. Cette situation à long terme conduit à la création de cercles d'individus fortement apparentés. Chez les espèces partiellement auto-incompatibles, la fécondation par du pollen issu d'individus apparentés aura pour conséquence une perte de fleurs et un taux d'avortement élevé des jeunes fruits en cours de formation.

c) Les feux de brousse

Dans les savanes africaines, l'important tapis herbacé favorise les feux de brousse. Les éleveurs à la recherche de jeunes repousses pour leurs animaux allument les feux précoces (septembre-novembre), alors que les chasseurs qui pratiquent des battues sont auteurs des feux tardifs (décembre-mars). Enfin les feux culturels plus symboliques, qui sont tout aussi dévastateurs en l'absence d'un contrôle, sont à mettre à l'actif des pratiques religieuses. Ces perturbations modifient la composition de la flore. Pendant que certaines espèces sensibles assurent mal leur régénération, les plantes pionnières font leur apparition. Le paysage floristique se trouve ainsi modifié. Les feux de brousse ont un double impact sur la



régénération, s'ils permettent de lever la dormance des graines de certaines espèces végétales, ils détruisent en même temps les plantules des espèces sensibles. NOUVELLET *et al.* (1995) ont montré que si l'absence des feux favorisent les espèces ligneuses les feux annuels améliorent la production de la biomasse herbacée.

#### d) La pollution

Au cours des deux dernières décennies, la lutte contre les maladies transmises par les insectes (maladie du sommeil, onchocercose) et le souci d'augmenter la productivité des cultures de rente (coton) ont nécessité l'utilisation de la lutte chimique. Cependant, le manque de sélectivité de la plupart des pesticides utilisés a eu des répercussions graves et directes sur la vie de la faune et indirectement sur celle de la flore.

### 2.3. Importance économique

Les forêts tropicales sèches ont une importance socio-économique pour les populations locales, qui en tirent partie les produits nécessaires à leur subsistance. La plupart de ces forêts se trouvent dans des pays en développement (PED), où les ligneux forestiers occupent une large part dans les systèmes économiques traditionnels. Par exemple en zone tropicale sèche, la couverture des besoins énergétiques est liée à l'exploitation de la forêt. En effet le bois de feu est le premier combustible utilisé par les populations, puisqu'il représente dans la majorité des cas plus de 85 % de la source d'énergie dont elles disposent (FAO, 1997). La forêt procure également en complément d'autres biens (pharmacopée, fruits et feuilles) nécessaires à la subsistance des populations riveraines. Dans cet environnement où l'arbre est une partie intégrante des activités de la communauté, TYBIRK (1991) a noté l'importance des légumineuses ligneuses pour les populations humaines et l'écosystème des savanes semi-arides de l'Afrique de l'Ouest. Leurs produits sont utilisés dans l'alimentation humaine et dans celle du bétail. Ces produits font l'objet d'un commerce florissant sur les marchés locaux. La forêt est considérée par la FAO (1996) comme une ressource renouvelable capable de produire une grande diversité de biens et services (bois, fruits, matériel biologique, etc.) et qui possède donc une forte valeur socio-économique. Cependant, contrairement aux forêts tropicales humides, les forêts tropicales sèches ont jusqu'alors suscité peu d'intérêt

économique de la part des multinationales des pays industrialisés. Pour cette raison elles ont été longtemps marginalisées par les différents plans d'aménagement. Aujourd'hui de nombreuses expertises internationales ont montré que le développement durable dans les pays du Sahel passe nécessairement par une gestion et une conservation de la richesse biologique qu'abritent ces forêts.



### III. PRÉSENTATION DE L'ESPÈCE

#### 1. Ethnobotanique

##### 1.1. Domestication de l'espèce

Le tamarinier a été domestiqué depuis fort longtemps en Egypte où l'on a trouvé des vestiges de vergers datant de 400 ans av. Jésus Christ (AUBREVILLE, 1950). Le tamarin a été commercialisé en Europe depuis le moyen âge par les marchands arabes. Dans plusieurs pays d'Asie (Inde, Thaïlande, Pakistan...) l'espèce est devenue un fruitier à part entière qui fait l'objet de nombreux travaux de sélection (SWAMINATHAN et RAVINDRAU, 1989). Plusieurs variétés différentes sur le goût de la pulpe (acide, sucrée, amère) et par la taille de la gousse (longue et courte) ont été sélectionnées. En Afrique sahélienne, le tamarinier n'est que partiellement domestiqué. Il est rarement planté à cause de sa croissance très lente et du mythe selon lequel : "tout planteur meurt avant la première fructification". Il n'existe pas de verger. Tous les sujets sont issus de régénération naturelle et il n'y a aucune culture systématique (AUBREVILLE, 1950). Comme d'autres espèces d'intérêt socio-économique, *Tamarindus indica* est retenue par les agriculteurs dans des systèmes agraires spécifiques appelés "parcs agroforestiers". Tout jeune pied repéré est systématiquement épargné. Cependant il n'y a ni entretien ni protection particulière. Ce mode d'utilisation des ligneux justifie tout l'intérêt qu'on peut porter à la gestion *in situ* des populations déjà existantes.

##### 1.2. Intérêt socio-économique

DALZIEL (1937) note que dans les années 1960, la production de tamarin en Inde atteignait 250 000 tonnes dont 3 000 étaient exportées. Introduit au Mexique il y a environ 400 ans on compte actuellement près de 8 000 ha de vergers de production mis en place. De nombreux travaux ont montré l'intérêt biochimique de ses fruits et de ses graines dans l'alimentation et en médecine (LUMEN et al. 1986 ; MATEO et al., 1992 ; PANIGRHI et al., 1989 ; RUDRAVARAPU et GOLLMUDI, 1993 BHATTACHARYA et al., 1994 ; GRANT et al., 1995 ; IBRAHIM et al. 1995).

En Afrique soudano-sahélienne, le tamarinier occupe le quatrième rang sur les 15 espèces prioritaires identifiées par les paysans (BONKOUNGOU et al., 1998). AUBREVILLE

Tableau I.2: Valeurs nutritives moyennes du tamarin ( source KERKARO et ADAM, 1974)

composés organiques (g)/100g de MS	sels minéraux (mg)/100g de MS					vitamines (UI)/100g de MS				énergie (Kcal)/100g de MS
Protéines	Lipides	Glucides	calcium	Phosphore	Fer	A	B	PP	C	
1,8-2	0,06-0,09	8,6-16,6	21-60	97-190	2,2	0,08	0,27	0,6	9	270

\* MS = matière sèche ; UI = unité internationale



(1950) et TYBIRK (1991) ont souligné son utilisation socio-économique par les communautés rurales. C'est une espèce à usages multiples très anthropisée. La commercialisation des produits issus du tamarinier (boisson, miel, feuilles, outils agricoles et pharmacopée traditionnelle... ) est fréquente sur les marchés locaux. Si dans certains pays, par exemple à Madagascar et aux Antilles, le bois du tamarinier est apprécié pour la qualité de son charbon, en Afrique soudano-sahélienne il est considéré comme un mauvais combustible (GIFFARD, 1974). Il est utilisé seulement comme bois de service pour la confection de manches d'outils.

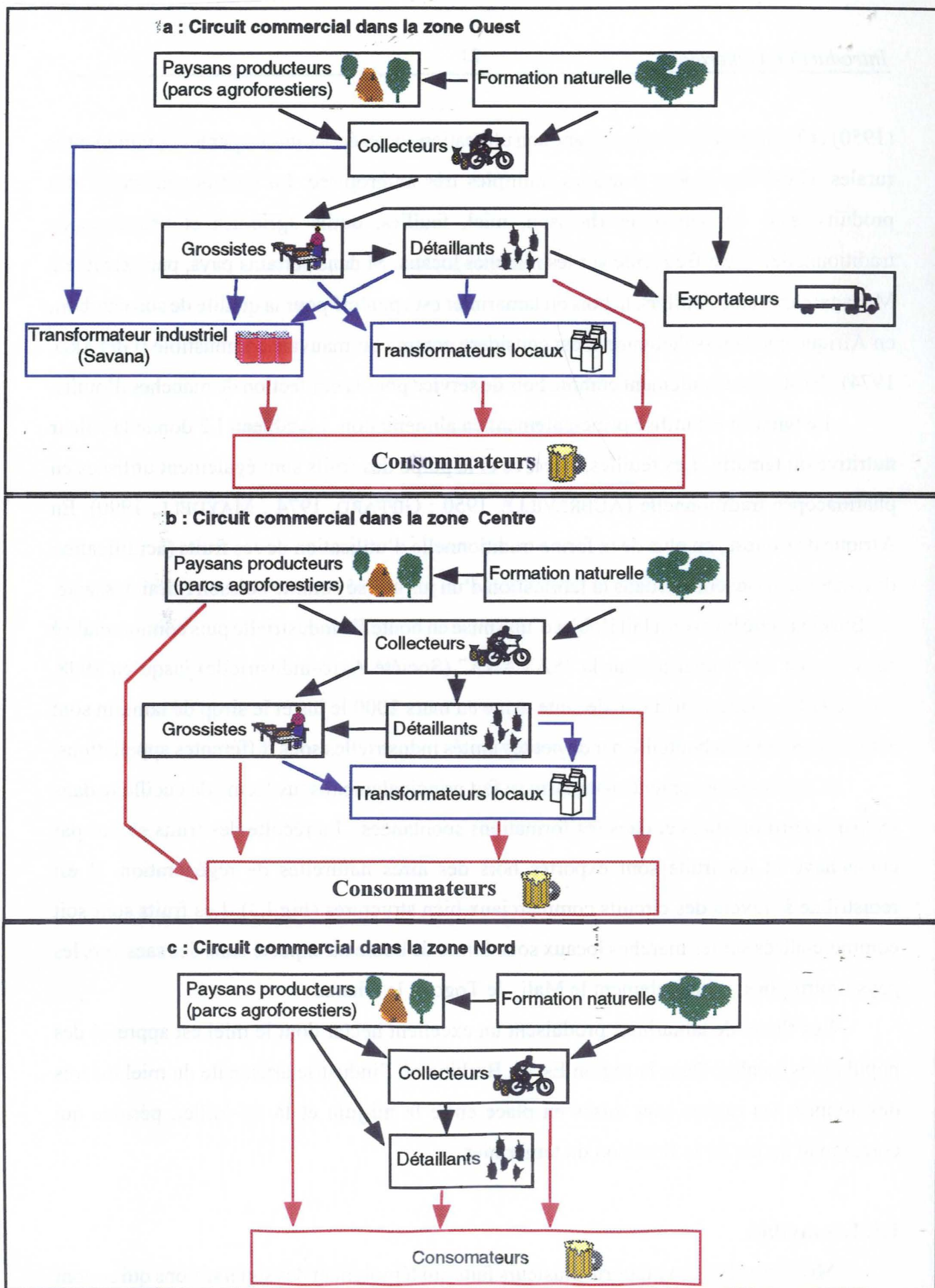
Le tamarin est utilisé principalement en alimentation. Le tableau I.2 donne la valeur nutritive du tamarin. Les feuilles, l'écorce et la pulpe des fruits sont également utilisées en pharmacopée traditionnelle (AUBREVILLE, 1950 ; GIFFARD, 1974 ; MAYDELL, 1990). En Afrique de l'ouest, en plus de la forme traditionnelle d'utilisation de ses fruits (acidification des mets), ceux-ci entrent dans la fabrication d'un jus utilisé comme boisson rafraîchissante. Au Burkina cette boisson a fait l'objet d'une mise en bouteille industrielle puis commercialisé sous le nom de "Tamarino" par la "SAVANA" (Société Agro-industrielle) jusqu'en 1998. Suite à la liquidation juridique de cette usine en mars 2000 le jus et le sirop de tamarin sont actuellement mis en bouteille par de petites unités industrielles sous différentes appellations.

L'approvisionnement en tamarin se fait principalement sous forme de cueillette dans les parcs agroforestiers et dans les formations spontanées. La récolte des fruits se fait par ébranchage et les fruits sont exportés hors des aires naturelles de régénération. Il est redistribué à travers des circuits commerciaux bien structurés (Fig.I.3). Les fruits sont soit commercialisés sur les marchés locaux sous forme de boule ou exporté dans des sacs vers les pays limitrophes, principalement le Mali, le Togo et le Ghana.

Les fleurs de tamarinier produisent un excellent nectar dont le miel est apprécié des populations locales. Dans la région Est du Burkina où l'industrie artisanale du miel est très développée, les ruches sont mises en place entre la mi-juin et la mi-juillet, période qui correspond au pic de la floraison du tamarinier.

### **1.3. Les mythes**

MORTON (1987) a rapporté plusieurs faits qui témoignent des superstitions qui se sont créées autour du tamarinier. Chez les Hindous, avant de consommer les mangues, on célèbre



**Fig. I.3. : Circuits commerciaux du tamarin dans l'ouest (a), le Centre b), et dans le Nord (c) du Burkina.**



“le mariage entre le tamarinier et le manguier” afin de profiter de la protection divine. En Malaisie on place le lait de coco mélangé au tamarin dans la bouche des nouveau-nés pour leur assurer un avenir radieux. Chez les Birmans, le tamarinier est le site des pluies divines à cause de l’humidité permanente sous l’arbre et dans ses environs. Dans le Nyasaland afin d’assurer le retour dans la basse cours de la volaille en divagation, les fermiers leur donnent des graines initialement trempées dans une décoction de tamarin. En Inde les écorces et les fruits sont donnés aux éléphants pour les rendre dociles.

En Afrique, le tamarinier est considéré comme l’habitat privilégié des génies de la forêt. Il est vénéré comme une espèce sacrée par de nombreuses tribus. Cette croyance est accentuée du fait de la traditionnelle association entre l’arbre et la termitière. Il est donc formellement interdit de brûler le bois de tamarinier sous peine d’encourir un malheur. Chez les éleveurs peuls, le tamarinier est une espèce sacrée à laquelle il faut se confier lors des transhumances. Pour cela le parcage des jeunes animaux se fait sous un tamarinier, lorsque celui-ci existe autour du campement. Il ne peut en aucun cas faire l’objet d’une coupe. En compensation de la protection divine que l’arbre assure à la caravane, celui-ci reçoit de la fumure organique.

Le tamarinier est l’une des rares espèces non saccagée par les éléphants. Une légende des Mossé du Burkina en Afrique de l’ouest raconte que : «lors d’une mise bas, la femelle de l’éléphant se serait adossée contre le tronc d’un tamarinier et depuis lors l’espèce est respectée par les éléphants». La légende ajoute que «lorsqu’on est pourchassé par un éléphant il faut se confier à un tamarinier». Derrière cette considération d’ordre mystique se trouvent deux explications probables qui traduisent peut être l’évitement de l’espèce par le pachyderme :

1. L’espèce est peu appréciée par les éléphants. Les discussions menées avec les éleveurs et les chasseurs de la région Sud-Est du Burkina (Kompienga), font ressortir que les fèces d’éléphant ne renferment jamais de débris de tamarinier.

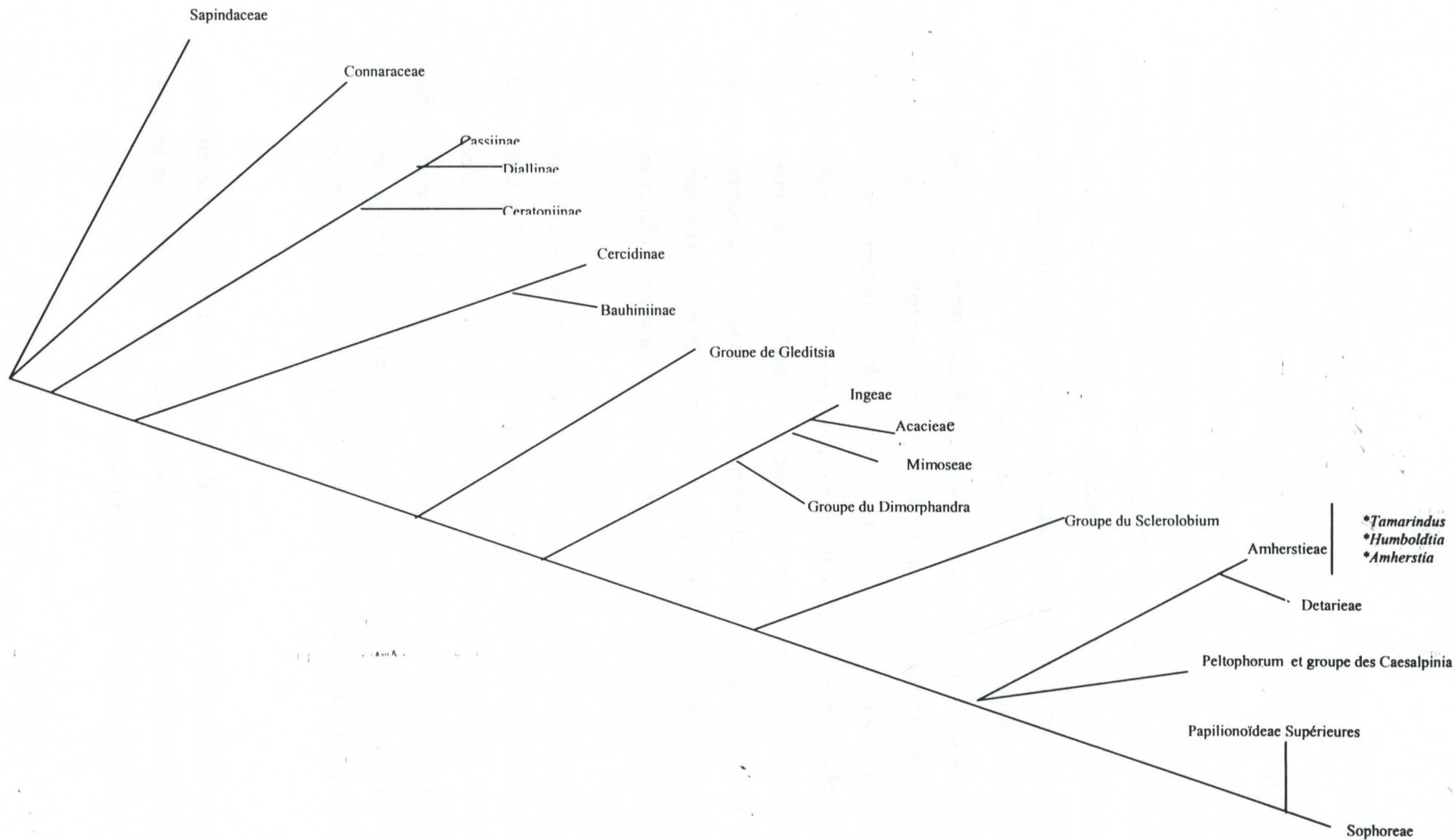


Fig. I.4 : Evolution des Légumineuses à partir d'un taxon ancestral et les hypothèses des relations phylogénétiques entre les différents taxons du groupe (d'après POLHILL *et al.* 1981).



2. Lors de nos observations nous avons collecté sur le tronc, les feuilles et les fleurs de tamarinier quatre espèces de fourmis : *Tetramorium sericeiventre* ; *Camponotus maculatus* ; *Camponotus sericeus* et *Leptothorax* sp., qui lorsqu'elles pénètrent dans la trompe de l'éléphant en grand nombre entraînent une certaine gêne chez l'animal.

Aujourd'hui la question qu'on se pose est de savoir si tous ces mythes qui ont accompagné l'espèce durant des millénaires ont contribué à préserver la diversité génétique de l'espèce.

## 2. Biologie de l'espèce

### 2.1 Classification

#### 2.1.1. Généralités sur les légumineuses

Les Leguminosae ou (Fabaceae) comprennent 650 genres et 18 000 espèces (DICKINSON 1981). Les légumineuses, qui sont fortement représentées dans les fossiles du tertiaire seraient probablement apparues avant ou pendant cette période de l'ère géologique (HERENDEEN et al. 1992). Elles ont ensuite évolué pour donner différentes tribus qui sont traditionnellement regroupées en trois sous-familles qui sont les Mimosoïdeae, les Papilionoïdeae, et Caesalpinioïdeae.

La sous-famille des Mimosoïdeae compte 5 tribus : Parkieae, Mimozygantheae, Mimoseae, Acacieae et Ingeae. Au sein de ces tribus se répartissent 56 genres et de 2000 à 3000 espèces (HUTCHINSON, 1964). La sous famille des Papilionioïdeae ou Faboïdeae compte 12 tribus parmi lesquelles on peut citer : Swartzieae, Sophoreae, Dipteryxae, Dalbergieae, Abreae et Tephrosieae. Ces tribus renferment 440 genres et 12000 espèces. La sous famille des Caesalpinioïdeae sont des arbres et arbustes des zones tropicales et subtropicales. Elle est constituée de 5 tribus : Caesalpinieae ; Cassieae ; Cercideae ; Detarieae et Amherstieae. A l'intérieur de ces tribus 150 genres et 2200 espèces ont été décrits. La figure I.4 montre l'évolution des légumineuses depuis leur apparition jusqu'à la fin de l'ère tertiaire, ainsi que les éventuelles relations entre les différents taxons du groupe. Des études plus récentes faites par DOYLE et al. (1997) montrent une phylogénie identique.





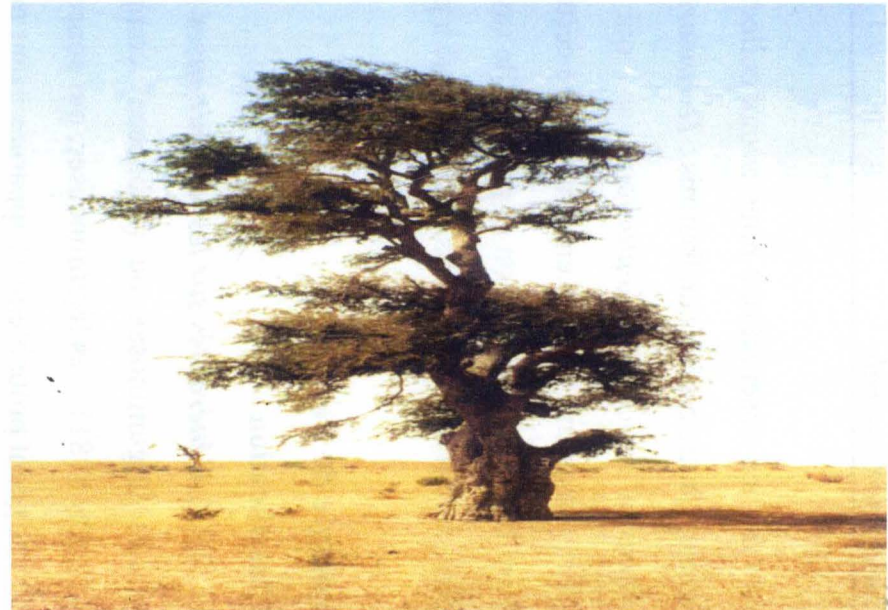
a : jeune tamarinier (aspect buissonnant)



b:sujet adulte en pleine production



c:large houppier d'un individu isolé près des habitations



d: Vieux sujet ayant subi des émondages

Fig.I. 5 Variabilité morphologique du port et du houppier chez le tamarinier en zone sahélienne



### 2.1.2. Classification du tamarinier dans le groupe

Le tamarinier a des appellations différentes dans les langues africaines : Fulfuldé: Djami ; Bambara: Ntomi ; Djerma: Bossaie ; Tamatcheq : Basoro ; Mooré: Pusga ; Serer: Sob; Woolof: Dakar ; Gourmanche: Bu Pugubu.

Le tamarinier appartient à la famille des Leguminosae, à la sous-famille des Caesalpinioïdeae et à la tribu des Amherstieae dont les groupes les plus proches sont les Cassieae, les Caesalpinieae et les Detarieae. CHOUDHARY et CHOUDHARY (1988) ayant étudié le caryotype des Caesalpinioïdeae ont montré que suivant les espèces il y a  $2n = 26$  ou  $2n = 28$  chromosomes. La disparition d'une paire aurait alors joué un rôle décisif dans la spéciation. Chez *Tamarindus indica*  $2n = 26$  chromosomes, cependant on observe une paire de chromosomes dite B dont le rôle est encore peu connu.

La classification du genre varie en fonction de l'organe végétal utilisé (pollen, bois, fruit). BARETTA (1981) fait remarquer que par la structure du bois, *Tamarindus* est proche des genres *Berlinia*, *Julbernardia* et dans une moindre mesure à *Cryptosepalum*. Cependant la classification basée sur le pollen (GRAHAM et BAKER, 1981), le rapproche des genres *Humboldtia*, *Tetraberlinia* et *Amherstia*. Le genre *Tamarindus* ne compte qu'une seule espèce, *T. indica* (HUTCHINSON et DALZIEL 1958). L'espèce a été décrite sous plusieurs noms : *Tamarindus indica* Linn. ; *Tamarindus occidentalis* Gaertn. ; *Tamarindus officinalis* Hook.

## 2.2. Botanique

### 2.2.1. Appareil végétatif

Le tamarinier est un grand arbre qui peut atteindre 30 m de hauteur et 1 m de diamètre. Les jeunes plantes ont souvent un aspect buissonnant (fig. I.5a), puis s'élaguent naturellement par la suite pour donner des formes très variées (Fig. I.5b, I.5c, I.5d). Hormis dans les régions semi-arides, il est sempervirent et son tronc court porte une couronne très étalée. La longueur des jeunes rameaux est très variable suivant les individus et ce caractère peut être un critère de reconnaissance variétale. Les feuilles sont alternes, pinnées, avec un rachis de 7 à 12 cm.





a: *Bauhinia variegata*



b: *Brownea coccinea*



c: *Caesalpinia Kavaensis*



d: *Senna surattensis*



e: *Cassia fistula*



f: *Cercis occidentalis*



g: *Colvillea racemosa*



h: *Delonix regia*



i: *Tamarindus indica*

Fig I.6 : Morphologies florales de quelques espèces dans la sous famille des Caesalpinioideae (source : Flowering plants, UH Botany)



Celui-ci porte 9 à 12 paires de folioles, d'environ 6 à 18 mm de longueur, arrondies aux deux bouts opposées (AUBREVILLE, 1950).

### **2.2.2. Appareil reproducteur**

#### **2.2.2.1. Anatomie**

Les fleurs des Caesalpinioïdeae, de morphologie très variée (Fig. I.6), sont en racèmes ou en cimes. Le nombre d'étamines varie de 1 à 10 et certaines sont réduites à un rôle non fonctionnel. Les inflorescences du tamarinier sont en racèmes terminaux simples ou paniculés. Le tamarinier a des fleurs hermaphrodites, qui sont jaunâtres, avec des dessins rouges sur les pétales, soudées en grappes, de 3 à 5 cm de long. Elles sont groupées par 5 à 10, le long de l'inflorescence ou au sommet. Le calice a 4 lobes inégaux, imbriqués, de couleur jaune, et la corolle a 3 pétales de couleur orange, veinés de brun rouge. Les organes mâles sont constitués par 3 étamines (Fig. I.7a). Le pollen a un diamètre de 15-16 $\mu$ . Il possède 3 à 4 apertures et 2 noyaux (BREWBAKER, 1967). Les grains de pollen sont souvent groupés sous forme d'amas plus ou moins soudés (Fig. I.7b). L'ovaire très velu renferme en moyenne 14 ovules de forme ovoïde (Fig. I.7c). La morphologie des fruits est très variable (droit ou légèrement courbe ; cylindrique ou aplati). La longueur de la gousse varie de 5 à 15 cm. Le nombre de graines, de couleur brune, varie de 1 à 10 par gousse. Elles sont luisantes et sont enfermées dans une pulpe brune ou brun rouge (fig. I.7d).

#### **2.2.3.2. Reproduction**

Le tamarinier est une espèce dont le mode de reproduction dominant est la voie sexuée. Le système de reproduction préférentiel est alors l'allogamie. La morphologie des anthères, qui sont plus courtes que le pistil, permet de penser à l'existence d'une barrière naturelle à l'auto pollinisation stricte. BAJPAI et *al.* (1968) ont montré que le tamarinier est une espèce protogyne, la réceptivité du stigmate se fait 24 heures avant l'anthèse. Comme la plupart des légumineuses, il est probablement pollinisé principalement par les insectes appartenant à l'ordre des Hyménoptères. RADHAMANI et *al.* (1993) ont signalé que les





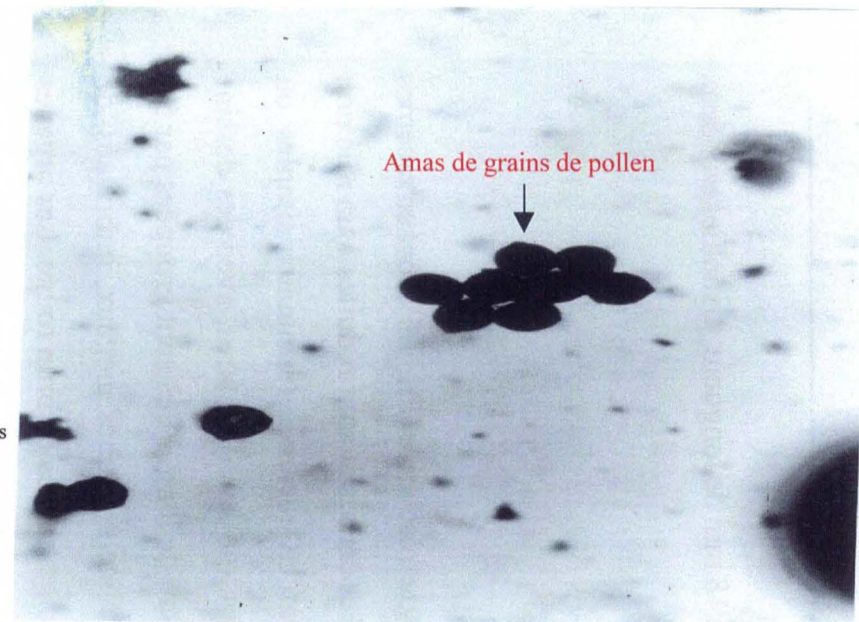
sépale  
calice

pétale  
corolle

pistil

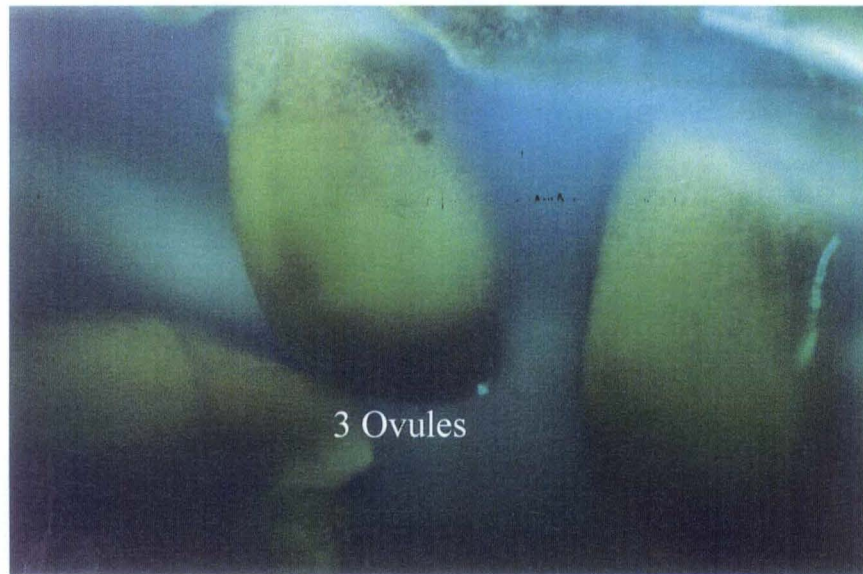
3 anthères

a : fleur hermaphrodite



Amas de grains de pollen

b : Pollen sous forme d'amas compact (x400)



3 Ovules

c : l'ovaire renferme en moyenne 14 ovules (x400)



gousse

graine

d : gousses et graines

Fig.I.7 : organes de la reproduction sexuée du tamarinier : la fleur (a), le pollen (b), les ovules (c) et les gousses et les graines (d)



pollinisateurs étaient constitués par les abeilles sociales, les Megachiles et les guêpes. Cependant, l'ensemble de ces insectes n'a pas encore fait l'objet d'une identification. La seule espèce connue avec certitude est *Apis mellifera* (abeille domestique). En plus de la reproduction sexuée dominante, certains jeunes sujets sont issus de drageons. Ce mode de reproduction peut aboutir à long terme à la constitution de cercles d'individus identiques.

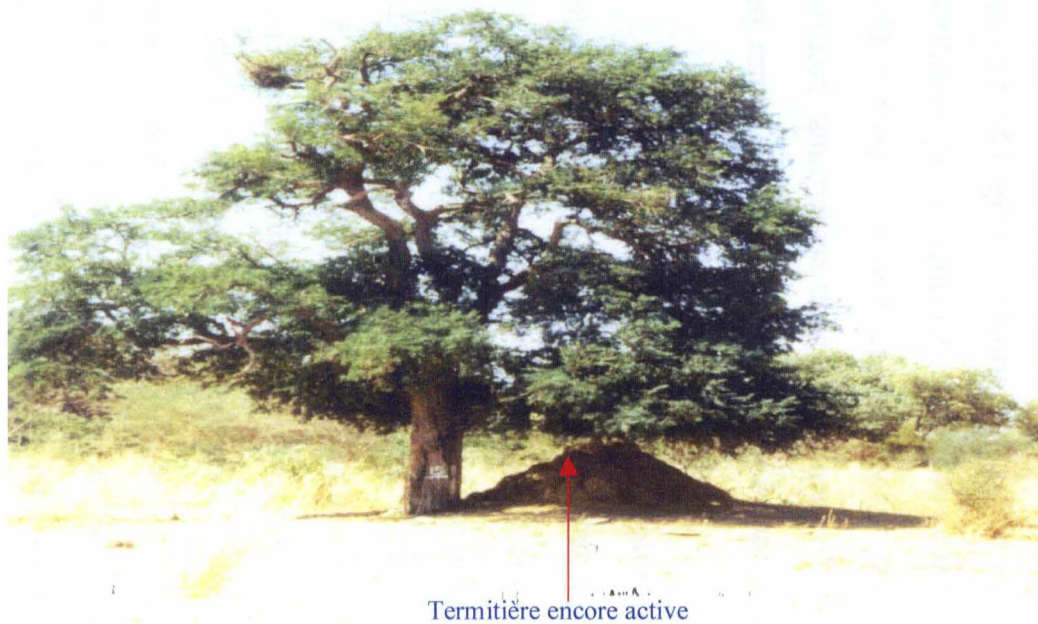
### 2.3. Ecologie

Le tamarinier est une plante tropicale des régions semi-arides (à partir de 400 mm de pluviosité annuelle) et de mousson (MAYDELL, 1990). En Afrique on le rencontre dans les régions tropicales à pluies estivales (BÄRTELS, 1994). Une saison sèche longue et bien marquée est indispensable au développement et à la maturation des fruits. L'espèce pénètre peu les forêts denses humides, où on la trouve sous forme de populations de très petite taille, isolées géographiquement les unes des autres. Le tamarinier pousse sur des sols profonds et humides dont le pH est proche de 5,5. L'espèce tolère une légère salinité (MAYDELL, 1990). Le tamarinier est fréquemment associé à des termitières (Fig. I.8). Le tamarinier dont les feuilles donnent une importante litière attirent les termites qui s'y installent. En "échange" les termites aèrent le sol en creusant des galeries qui favorisent un bon développement des racines. De plus les termites entretiennent des "jardins souterrains" constamment humides qui assurent une alimentation hydrique à la plante (QUÉDRAOGO, comm. pers.).

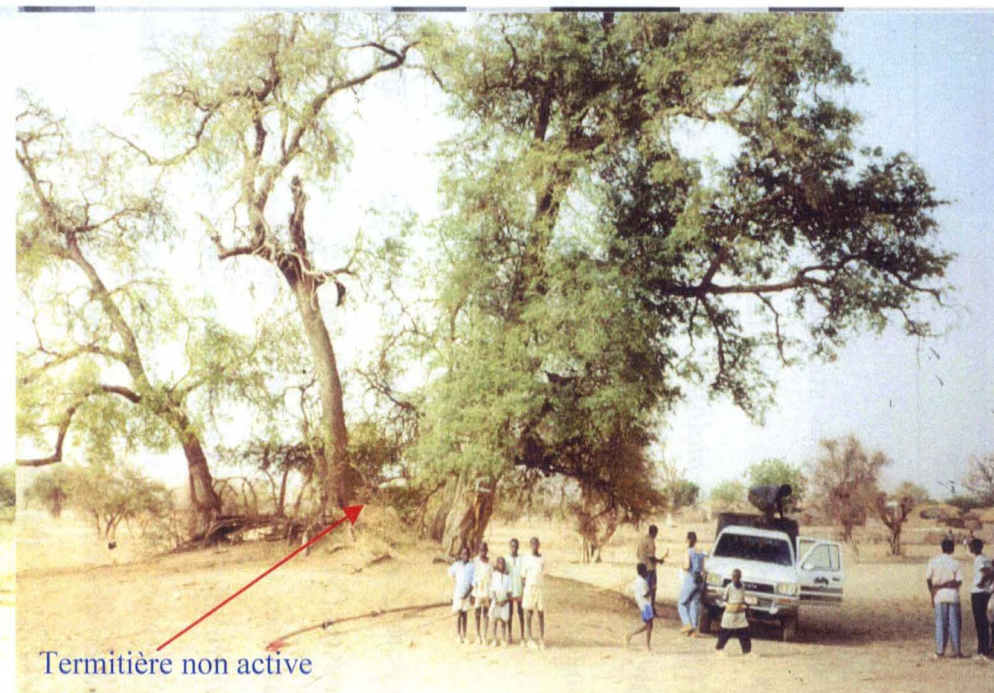
#### 2.3.1 Distribution géographique

Le tamarinier a une aire de distribution très large. On le rencontre dans toute la zone tropicale. La Figure I.9 donne l'aire naturelle et les zones où l'espèce a été probablement introduite. On remarque que l'Afrique constitue la région où l'espèce est la plus répandue. Cependant, on pense aujourd'hui que le tamarinier a été introduit en Afrique et que l'espèce aurait rencontré des conditions climatiques et écologiques favorables à sa propagation. Pourtant, on connaît mal les premiers sites d'introduction ainsi que les principaux agents qui ont contribué à sa propagation sur l'ensemble de l'aire actuelle. AUBREVILLE (1950) et MAYDELL (1990) soutiennent que les singes, les oiseaux et l'homme sont les agents qui dispersent les semences. Pour la dissémination sur de longues distances, l'homme est le grand acteur probable. Au Burkina, le tamarinier est présent à travers tout le pays, mais on ignore





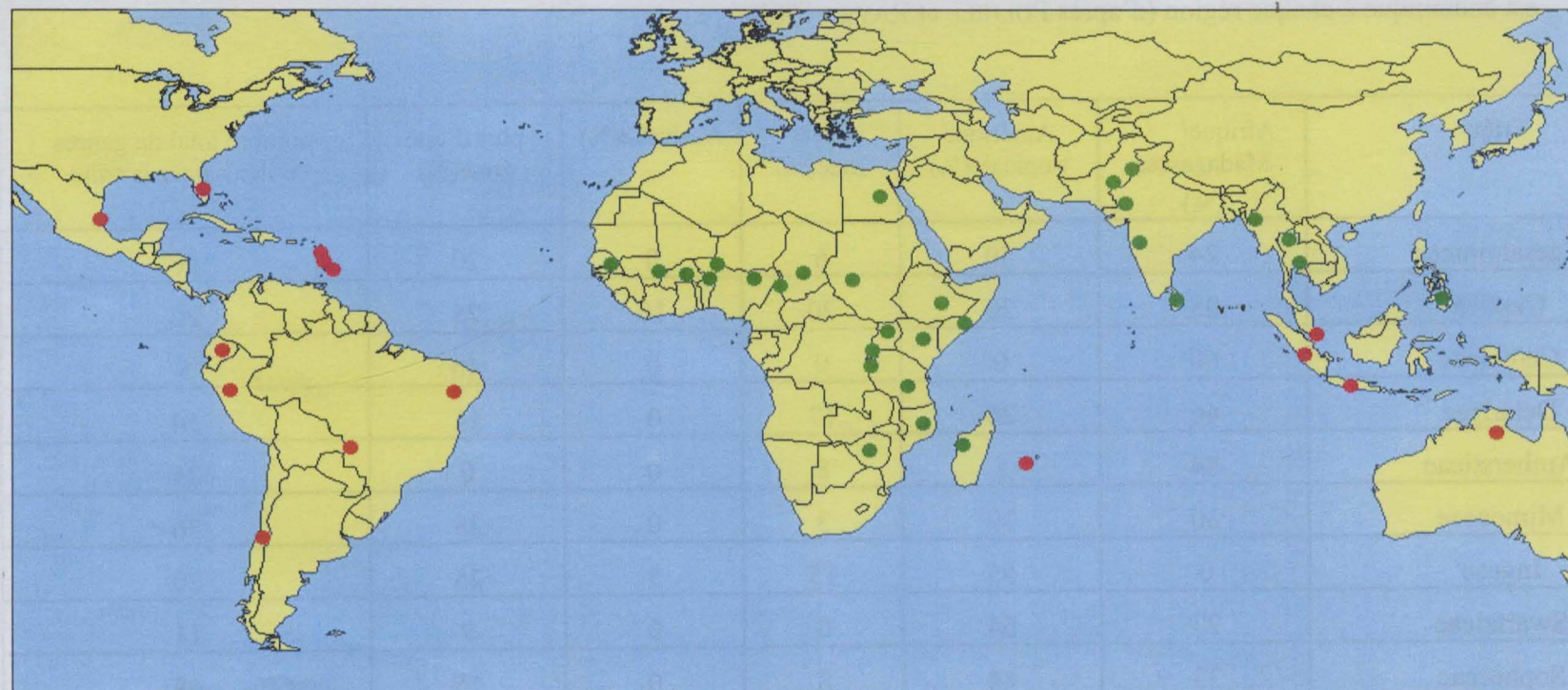
a : Tamarinier près d'une termitière vivante



b: Tamarinier près d'une termitière morte

Fig. I.8 Association Tamarinier-termitière: près des arbres on trouve des termitières vivantes (a) ou morte (b)





**Localisation de  
*Tamarindus indica* L.**

- Aire naturelle
- Site d'introduction

Source : Etude bibliographique de B. Diallo

Réalisation : Cirad-forêt décembre 1999

**Fig. I.9 : Répartition géographique actuelle mondiale du tamarinier (*Tamarindus indica* L.)**



Tableau I. 3 : Centre de diversité géographique de quelques tribus des Leguminosae, mesuré par le pourcentage du nombre total de genres qui est endémique à chaque région (d'après POLHILL et RAVEN 1981).

Tribu	Afrique/ Madagascar (%)	Amérique tropicale(%)	Asie/ Inde(%)	Australie(%)	plus d'une zone(%)	nombre total de genres utilisés pour la tribu
Caesalpinieea	24	50	6	0	20	46
Cassiea	25	20	20	10	25	20
Cercideae	60	0	0	0	40	5
Detarieae	46	26	17	0	11	54
Amherstieae	84	8	8	0	0	25
Mimoseae	30	39	3	0	28	36
Ingeae	0	55	15	5	25	20
Swartzieae	27	64	0	0	9	11
Sophoreae	33	44	8	0	15	48
Dalbergieae	0	74	0	0	26	19
Millettieae	32	27	16	2	23	44



l'origine de ce matériel. On pense que l'espèce a pu être propagée par les éleveurs transhumants. En effet, dans les zones sahélienne et soudanienne les éleveurs peuls nomades ou transhumant récoltent les fruits qu'ils conservent pour acidifier les mets. Ainsi, les graines peuvent être disséminées sur de longues distances d'une région à l'autre, suivant les couloirs de transhumance. Cette dissémination pourrait être à l'origine de certaines populations dans les zones plus humides où l'espèce était jadis absente.

### 2.3.2. Origine

L'origine du tamarinier fait l'objet de nombreuses controverses. Les *Caesalpinioideae* seraient apparus au milieu de l'éocène en Afrique, en Asie, en Amérique et à Madagascar. La tribu des *Amherstieae*, à laquelle appartient le tamarinier est commune en Afrique, à Madagascar, en Asie et en Amérique tropicale (tableau I.3). Cependant, la littérature ne fait état que de trois hypothèses probables sur l'origine de l'espèce.

Selon AUBREVILLE (1950), GIFFARD (1974), MAYDELL (1990) et GROVEL (1993), l'espèce est originaire des forêts ripicoles de Madagascar. Elle aurait été introduite en Afrique et en Asie (notamment en Inde).

Cependant OLIVER (1871), HOOKER (1879), LEFÈVRE (1971) et GROLLIER et *al.* (1988) soulignent que l'espèce est indigène en Afrique et serait originaire de l'Afrique orientale, notamment dans la vallée du Nil où 400 ans Av. J.C., on notait déjà la présence de vergers. Ensuite l'espèce a été propagée dans toute l'Afrique Soudano-sahélienne à partir de nouveaux sites d'introduction principalement par l'homme. Elle aurait été introduite en Inde à une période lointaine et y serait devenue une espèce autochtone.

*Tamarindus indica* L doit pourtant son nom à l'appellation arabe de "Tamar hindi" qui veut dire datte de l'Inde, ce qui a fait longtemps penser que l'Inde est son pays d'origine (POUPON et CHAUVIN, 1983 et WUNDERLIN, 1992). AUBREVILLE (1950) souligne que Marco Polo dans ses écrits cite sa présence en 1298, que les sources bouddhistes en font cas 650 ans Av. J.C. et que les écrits indiens de *Brahmasamhita* parlaient déjà du tamarinier 1200 ans Av. J.C.

Donc il apparaît clairement que nos idées sur l'origine du tamarinier ne sont fondées que sur des hypothèses non confirmées par des études scientifiques. L'évaluation de sa diversité génétique permettra t-elle enfin de lever l'équivoque ?

**DEUXIEME PARTIE :  
BIOLOGIE DE LA REPRODUCTION**



Dans le règne végétal les paramètres de la reproduction qui influent sur l'organisation de la diversité génétique sont principalement le déroulement de la floraison, le succès de la fructification, la structure spatiale des individus, le comportement des agents biotiques qui assurent les transferts, du pollen et le système de reproduction (LOVELESS et HAMRICK 1984). Or DORAN *et al.* (1983) et TYBIRK (1991) font remarquer qu'il y a peu d'informations disponibles sur la reproduction des espèces forestières des zones arides et semi-arides. POUPON (1976), dans une étude de la biomasse et de l'évolution de sa distribution au cours de la croissance d'*Acacia senegal* dans une savane sahélienne (Sénégal), fait remarquer les faits suivants :

- plus un arbre est vieux, plus il fleurit abondamment ;
- par contre la fructification passe par un maximum lorsque l'arbre est âgé de 30 à 40 ans puis décroît ;
- le rapport poids sec des fruits/poids sec des fleurs qui indiquent la fertilité de l'individu, est maximum lorsque l'arbre est âgé de 10 à 20 ans (2,97). Il ne vaut plus que 1,49 entre 20 et 30 ans. Aux autres âges ce rapport est proche de 1. Ces données laissent penser que l'arbre subit un stress physiologique ou que l'allocation des ressources ne permet pas une bonne fructification. Toutefois l'auteur ne donne pas l'hypothèse quant aux causes responsables de ce comportement.

L'observation des populations naturelles de tamarinier pendant la période de reproduction montre deux faits remarquables :

- une forte production de fleurs et une fructification faible et parfois même nulle.
- à classe de diamètre égal une forte variation intra population, tant au niveau de la floraison que de la fructification.

BAJPAI *et al.* (1968) ayant étudié sa fructification ont conclu que seulement 1,30 % de fleurs produites donnent des fruits et que seulement 0,84 % de ces fruits arrivent à maturité. Des études similaires faites sur d'autres espèces de légumineuses par BAWA et BUCKLEY (1989) et par HOSSAERT (1988) ont montré que chez la plupart des légumineuses, seulement une petite fraction des fleurs produites donne des fruits et qu'un très petit nombre d'ovules se développe en graines. JANZEN (1971), SWEET (1973) et STEPHENSON (1981) ont avancé trois

causes pour expliquer cette forte abscission des fleurs chez les légumineuses :

- une quantité limitée de ressources.
- les dommages causés par les prédateurs ;
- une quantité insuffisante de pollen due à un déficit en pollinisation.

Parmi tous ces facteurs on ignore ceux qui sont impliqués dans l'avortement des fleurs, des fruits et les graines en cours de formation chez le tamarinier. Le but de notre étude est d'identifier les facteurs biologiques qui sont responsables de la perte des fleurs et des fruits ainsi que ceux qui interviennent dans la production de graines. Pour cela notre méthode d'approche consiste à faire :

1. des suivis phénologiques de la floraison et de la fructification ;
2. une étude des mécanismes de la pollinisation ;
3. une étude du système de reproduction.



## **CHAPITRE I : SUIVIS PHENOLOGIQUES**

## I. INTRODUCTION

Chez les Angiospermes, l'âge adulte correspond à l'aptitude de la plante à fleurir. Dans les conditions normales la floraison aboutit à la formation des graines chargées d'assurer la reproduction et la dispersion des descendants (BERNIER, 1998). Le déroulement de la floraison à l'intérieur des populations est important par ses conséquences sur le succès de la fructification et sur les flux de gènes intra et inter-population. La fructification est fortement dépendante du type (autopollen ou allopollen) et de la quantité de pollen disséminé au sein de la population. WILLSON et PRICE (1977) ont montré que le rythme et l'intensité de la floraison peuvent influencer le comportement des insectes pollinisateurs qui affecte à son tour le succès de la pollinisation. STEPHENSON (1979, 1981), BERTIN (1982) et SCHMITT (1983), après avoir étudié le rythme de la floraison de certaines espèces en milieu tempéré, ont noté que les fleurs produites tôt dans la saison ont plus de chance de donner des fruits. Ce qui montre que le déroulement de la floraison dans le temps peut être déterminant pour le succès de la fructification. Le caractère saisonnier ou permanent de la reproduction des espèces constitue également un facteur déterminant dans les rapports que les plantes entretiennent avec leurs pollinisateurs. TERBORGH (1990) rappelle que dans les zones tropicales humides, le caractère saisonnier de la floraison et de la fructification est très marqué chez de nombreuses espèces. Ce rythme saisonnier est également observable dans les zones tropicales sèches pour la plupart des espèces. JANZEN (1967) en étudiant les espèces des basses terres d'Amérique centrale a conclu que les pics de floraison et de fructification sont le résultat de la sélection qui détermine la période la plus favorable au cours de l'année pour la reproduction sexuée, plutôt que des processus physiologiques propres à la plante. Il évoque trois causes pour expliquer un tel synchronisme :

- 1) l'utilisation maximale des agents pollinisateurs et des disperseurs de graines ;
- 2) diminution de la compétition vis-à-vis des ressources ;
- 3) compromis entre les périodes où la croissance végétative et la reproduction sexuée sont impossibles et les périodes où les deux sont nécessaires.



JANZEN (1974) et GAUTIER-HION (1990) ajoutent que deux autres hypothèses peuvent expliquer une telle synchronisation :

- la nécessité d'une forte production synchronisée de graines pour saturer les besoins des prédateurs, afin qu'une partie des graines produites échappe à la prédation ;
- l'existence d'une période favorable à la maturation des fruits pour chaque espèce.

Le synchronisme aurait donc pour fonction adaptative de minimiser la compétition et d'utiliser au mieux les agents qui assurent le mouvement des gènes. Dans ces conditions le déclenchement de la floraison et de la fructification serait lié à la stratégie de la plante en réponse à des signaux extérieurs du milieu. A ce sujet, LOUBRY (1994) a montré qu'en plus des facteurs endogènes (rythme individuel de croissance, physiologie, état d'organisation structurale), certains facteurs exogènes tels que la photopériode et les paramètres du climat influent sur le déroulement de la floraison. Par exemple il a montré que celle-ci est corrélée à l'ensoleillement maximum, alors que la fructification est liée aux précipitations maximales. Or BAWA (1990) pense que l'action du climat se situe surtout au niveau de la floraison mais a une incidence faible sur la fructification. Sous climat tempéré, INOUE et Mc GUIRE (1991) ont montré la relation entre la chute de neige en hiver et le succès de la floraison au printemps suivant. BAWA *et al.* (1990) ont noté que la floraison massive observée dans les forêts humides du sud de l'Asie n'est pas observée dans les zones néotropicales. Les facteurs qui régulent l'initiation, la fréquence et la périodicité de la floraison dans ces régions sont encore peu connus. Dans les zones sèches, on note que la période de reproduction est saisonnière. Dans de nombreuses forêts tropicales sèches, le fait que la chute des feuilles et la floraison interviennent pendant la saison sèche fait penser à une réponse à des signaux extérieurs qui permet aux plantes d'ajuster leur cycle biologique en relation avec les agents pollinisateurs. Pour la plupart des espèces des zones tropicales sèches, la floraison débute pendant la première inter-saison (mars-avril). WRIGHT et CORNEJO (1990) ont noté que la défoliation et la floraison étaient simultanées durant cette période. JANZEN (1967) a noté que la reproduction des espèces pendant la saison sèche aurait pour fonction adaptative de faciliter la pollinisation et la dispersion des semences. Elle permettrait ainsi d'utiliser pendant la période humide les ressources pour la croissance végétative. Cependant BORCHERT (1980)

et REICH et BORCHERT (1982) suggèrent qu'une telle stratégie adaptative relève plutôt de mécanismes physiologiques.

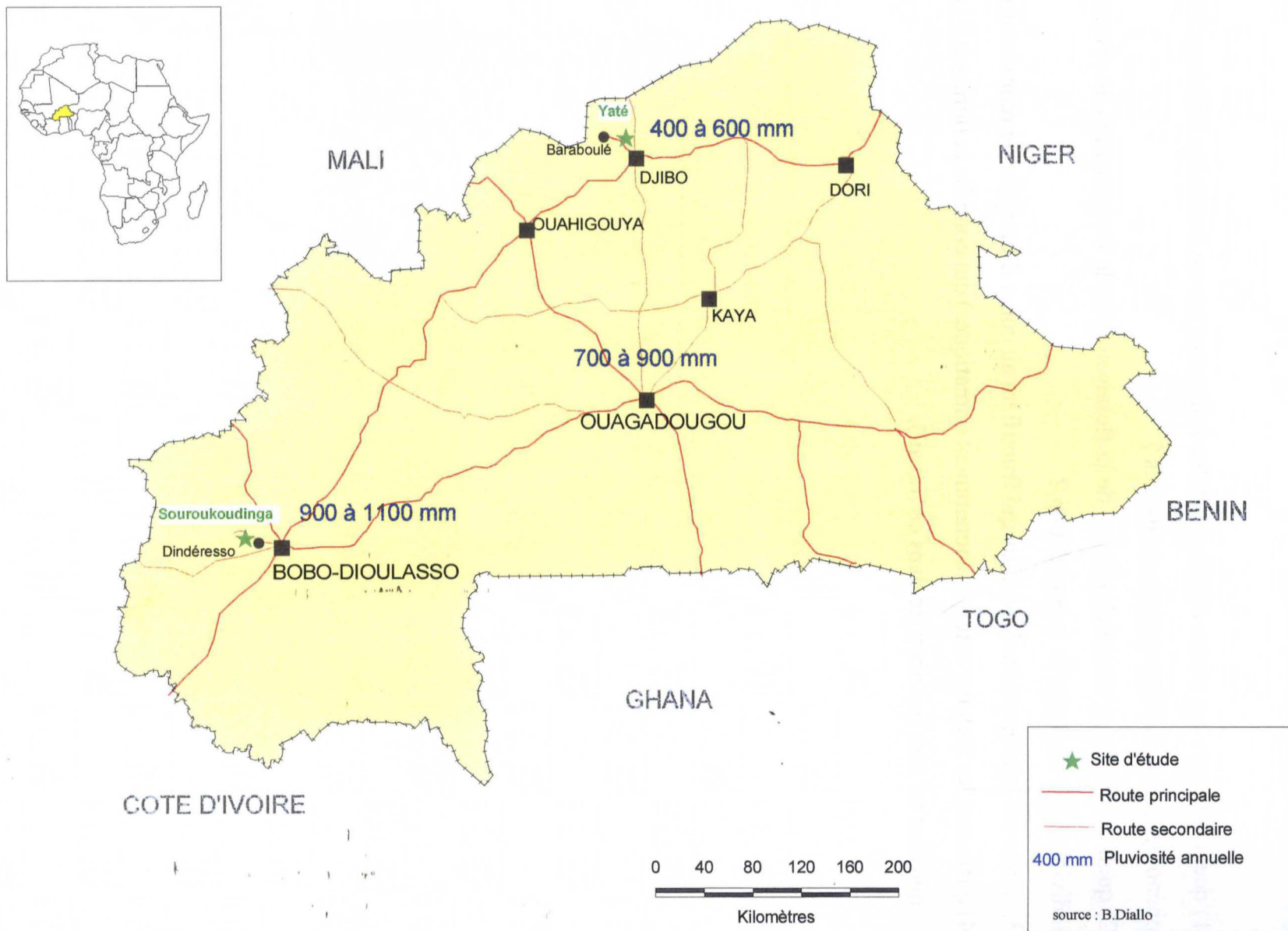
Les travaux sur la phénologie des ligneux forestiers en zones tropicales soudanienne et sahélienne sont peu nombreux et ne datent pour la plupart que des deux dernières décennies. GROUZIS (1991) a observé que chez certaines espèces (*Combretum aculeatum* et *Acacia adansonii*), il y a une grande fluctuation du rythme de la floraison d'une année à l'autre tandis que chez d'autres espèces (*Guiera senegalensis*, *Ziziphus mauritiana* et *Boscia senegalensis*), le déroulement de la floraison est indifférente à la variation des facteurs climatiques. JAHIEL et FORTIN (1991) ont mis en évidence au Niger l'existence de deux cycles annuels de floraison chez le palmier dattier (*Phoenix dactylifera*). PIOT *et al.* (1980) ont noté que la floraison des Acacias (*Acacia laeta*, *Acacia seyal*) et d'autres espèces (*Anogeissus leiocarpus*, *Feretia apodanthera*, *Grewia bicolor*) est liée à la variation de l'hygrométrie atmosphérique. ZEH-NLO et JOLY (1992) relèvent que chez *Faidherbia albida*, le déclenchement et l'arrêt de la floraison varient d'un individu à l'autre au cours de l'année et d'une année à l'autre. ZEH-NLO (1994) au cours d'une synthèse sur les travaux de plusieurs auteurs concernant l'impact des facteurs de l'environnement sur la floraison, indique que la phénologie des ligneux en zones sèches est étroitement liée à l'hygrométrie de l'air.

Chez le tamarinier les suivis phénologiques effectués jusqu'à ce jour portent essentiellement sur la description des périodes de floraison (AUBREVILLE, 1950 ; MAYDELL, 1990 ; NOUVELLET, 1992 ; BIE *et al.*, 1998). Dans l'hémisphère Sud (à Madagascar), sa floraison s'étend de décembre à mai et la maturation de ses fruits de novembre à janvier (AUBREVILLE, 1950 et MAYDELL, 1990), alors que dans l'hémisphère Nord (au Burkina), la précocité de sa floraison est fonction de la zone écologique et qu'elle dure environ 3 à 4 mois, d'avril à août (BIE *et al.* 1998). Cette variation en fonction de la latitude fait penser que dans le contrôle de la floraison, il existe un facteur climatique à variation régulière au cours de l'année.



Pour comprendre le fonctionnement de la floraison chez le tamarinier, il est important de répondre aux questions suivantes :

- 1) quel est le taux des pertes des fleurs et des fruits en cours de formation ? Et à quel stade phénologique de la fleur se produisent-elles ?
- 2) quelle est le degré de synchronisme de la floraison et de la fructification au niveau individuel et à l'échelle de la population ?
- 3) quelle est la proportion des arbres qui fructifient au cours d'un cycle de reproduction ?
- 4) quels sont les facteurs externes (notamment climatiques) qui contrôle la floraison ? (cette question ne sera pas abordée dans ce travail).



**Fig.II.1.1 : Localisation des sites d'étude**

Réalisation : Cirad-forêt, décembre 1999



## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Matériel

#### 1.1. Site d'étude

Les zones d'étude sont Souroukoudinga (30 km à l'ouest de Bobo-Dioulasso), Yaté (15 km au nord-ouest de Djibo) et Dindéresso (17 km à l'ouest de Bobo Dioulasso). Ces Trois sites sont situés respectivement en zones soudanienne et sahélienne (Fig.II.1.1). Les caractéristiques géo-climatiques sont décrites dans le tableau II.1.1.

#### 1.2. Matériel végétal

Pour les suivis phénologiques à l'échelle de l'inflorescence nous avons travaillé dans l'une des parcelles expérimentales de Dindéresso. Les sujets de même âge ont été plantés en 1986 à partir d'un lot de semences récoltées en "bulk" dans une population située dans la localité de Diaradougou (20 kilomètres au nord de Dindéresso). Le choix de cette parcelle expérimentale qui se trouve dans la forêt classée de Dindéresso tient au fait qu'elle est protégée contre les récoltes sporadiques des fruits faites par les collectivités locales en décembre. Treize arbres qui ont commencé à fructifier en 1991 (âge de 4 ans) ont été suivis chaque année régulièrement pendant la période de reproduction. C'est ainsi que nous avons pu repérer quatre individus qui ont régulièrement fructifié pendant six ans. Notre étude porte donc sur ces quatre individus. Il s'agit des arbres n°4, 5, 9, 15.

Les suivis phénologiques à l'échelle de la population ont été réalisés sur des arbres échantillonnés au hasard, au sein des populations de Souroukoudinga et de Yaté. Un total de 36 et 25 arbres ont été respectivement retenus sur les critères d'âge et d'état sanitaire. Ces arbres qui sont d'âges différents ont été repartis suivant cinq classes de circonférence : classe 1 = 0-50 cm ; classe 2 = 51-100 cm ; 101-150 cm ; classe 4 = 151-200 cm ; classe 5 > 200 cm. Le tableau II.1.2 et II.1.3. montrent l'appartenance des arbres aux différentes classes respectivement à Souroukoudinga et à Yaté. Les figures II.1.2. et II.1.3. montrent la disposition spatiale des arbres sur le terrain respectivement à Souroukoudinga et à Yaté.

Tableau II.1.1 : Caractéristiques géoclimatiques et pédologiques des trois sites d'études.(données 1980-1990)

Paramètres	Yaté	Dindéresso	Souroukoudinga
Latitude	14° 14' N	11° 14' N	11° 14' N
Longitude	1° 37' W	4° 26' W	4° 26' W
Altitude	274 m	339 m	339 m
Pluviosité	520 mm	949 mm	949 mm
Nombre de mois pluvieux	3	5	5
Nombre de jours de pluie	45	85	85
ETP moyen	6,2 mm	4,2 mm	4,2 mm
Température maximale (moyenne annuelle)	37 °C	33 °C	33 °C
Température minimale (moyenne annuelle)	21 °C	21 °C	21 °C
Température moyenne (moyenne annuelle)	29 °C	27°C	27°C
Indice d'Aubréville:			
Mois pluvieux	3	5	5
Mois intermédiaires	1	2	2
Mois secs	8	5	5
Sols	Ferralitiques tropicaux, Argilo-sableux, sans présence de dalle latéritique	Ferrugineux tropicaux, sableux et sablo-argileux avec une couche argileuse à faible profondeur	Ferrugineux tropicaux, sableux et sablo- argileux avec une couche argileuse à faible profondeur



Tableau II.1.2 : Répartition des tamariniers par classes de circonférence (cm) à 1,30 m de hauteur à Souroukoudinga.

Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
22	8	1	2	7
26	9	10	3	19
	12	25	4	32
	13	27	5	
	14	28	6	
	15	30	11	
	16	34	17	
	23	35	18	
	24	36	20	
	29		21	
	33		31	

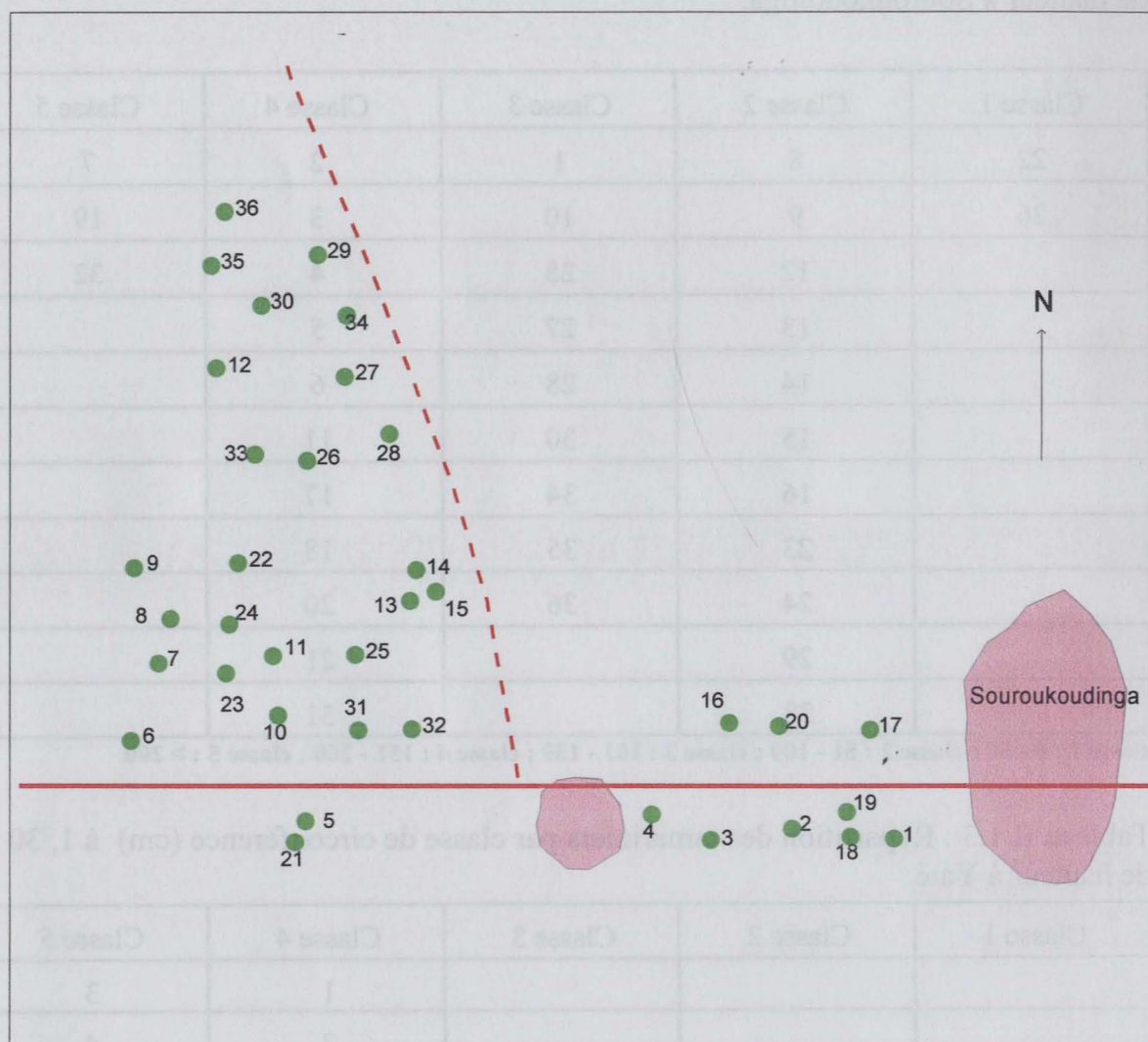
classe 1 : 0 - 50 ; classe 2 : 51 - 100 ; classe 3 : 101 - 150 ; classe 4 : 151 - 200 ; classe 5 : > 200

Tableau II.1.3 : Répartition des tamariniers par classe de circonférence (cm) à 1,30 m de hauteur à Yaté

Classe 1	Classe 2	Classe 3	Classe 4	Classe 5
			1	3
			2	4
			5	6
			7	11
			8	12
			9	13
			10	14
			11	15
			21	16
			23	17
			24	18
			25	19
			26	20
				22

classe 1 : 0 - 50 ; classe 2 : 51 - 100 ; classe 3 : 101 - 150 ; classe 4 : 151 - 200 ; classe 5 : > 200





Source : B. Diallo

- Village
- Route principale
- Piste carrossable
- Arbre étudié

**Fig.II.1. 2 : Répartition spatiale des tamariniers de Souroukoudinga**

Réalisation : Cirad-forêt décembre 1999





Source : B.Diallo

**Fig.II.1.3 : Répartition spatiale des tamariniers de Yaté**

Réalisation : Cirad-forêt décembre 1999

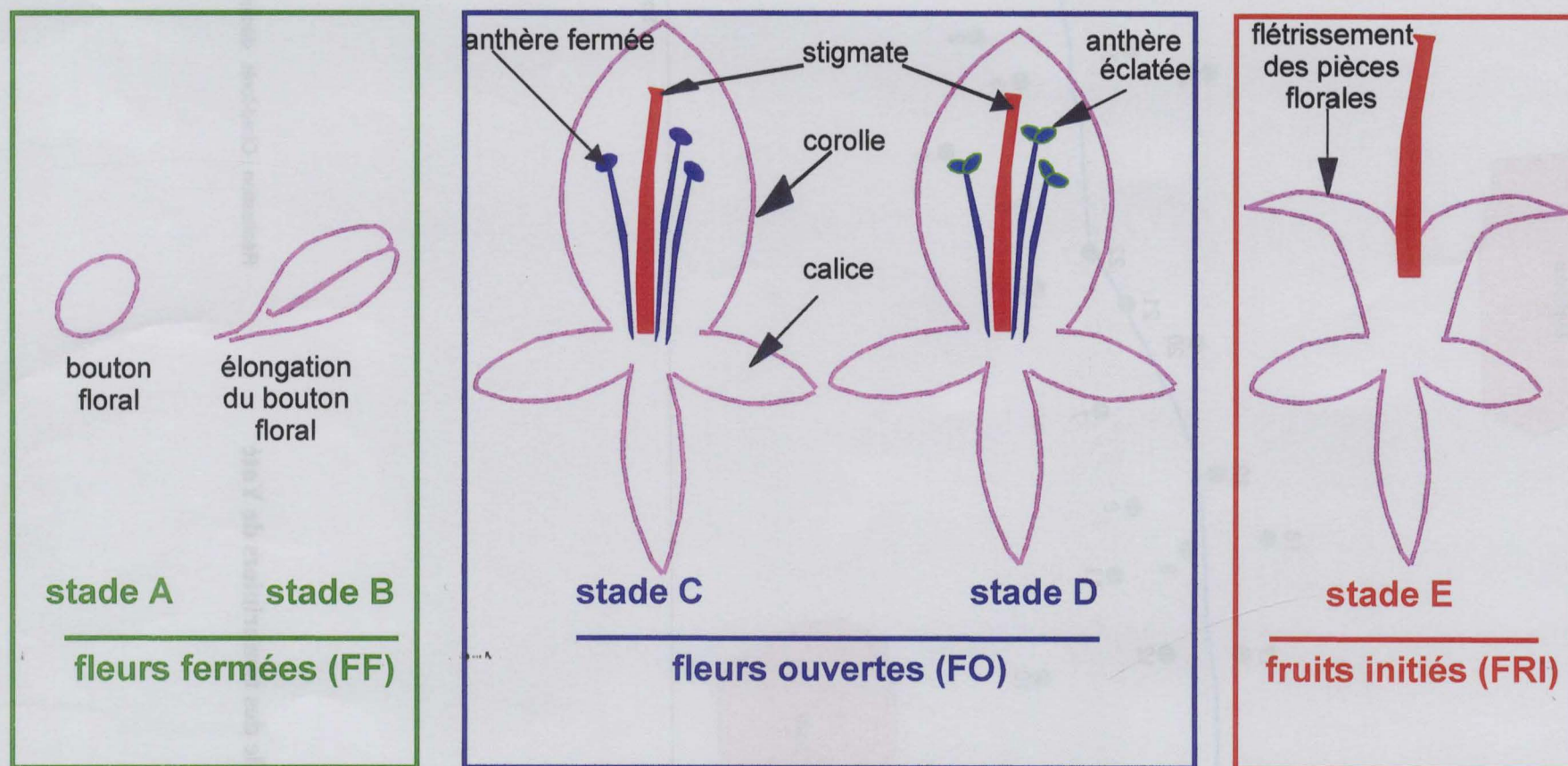


Fig II.1.4 : Stades phénologiques chez *Tamarindus indica*



## 2. Méthodes

Plusieurs méthodes existent pour étudier la floraison d'une espèce. Lorsqu'il s'agit de suivis de type qualitatif, on utilise des méthodes plus fines s'appliquant à l'échelle de la fleur et qui ont trait au fonctionnement de l'appareil reproducteur. LINDSEY (1982), a identifié différentes phases de la phénologie des fleurs hermaphrodites de deux espèces d'Apiacées. DELVIN et STEPHENSON (1985) ont séparé différentes phases de développement floral chez les fleurs protandres à partir de la maturité des étamines et de la réceptivité du stigmate. L'étude des relations entre la phénologie et les facteurs de l'environnement, quant à elle nécessite d'autres méthodes qui consistent à quantifier la floraison (WASER 1978, 1979 ; AUGSPURGER, 1980). Dans les suivis phénologiques des populations de tamarinier, notre protocole est inspiré du modèle mis au point par GROUZIS et SICOT (1980) à la mare d'Oursi (Nord du Burkina) pour l'étude des espèces forestières sahéliennes. Les suivis portent exclusivement sur la floraison et la fructification.

### 2.1. Identification des stades phénologiques

Cinq stades basés sur la variation morphologique de la fleur ont été déterminés :

- stade A (bouton floral) ;
- stade B (fleur en élongation complète) ;
- stade C (fleur ouverte avec anthères encore fermées) ;
- stade D (fleur ouverte avec anthères éclatées) ;
- stade E (fleur épanouie en phase de flétrissement).

### 2.2. Protocoles des suivis

#### 2.2.1. A l'échelle de l'inflorescence

Pour les suivis à l'échelle de l'inflorescence, nous avons simplifié les stades en ne considérant que 3 phases, obtenues par regroupement des stades précédents. Les fleurs fermées notées FF regroupent les stades A et B. Les fleurs ouvertes notées FO sont formées par les stades C et D. Enfin les fruits initiés notés FRI sont constitués exclusivement du stade E. La figure II.1.4. illustre ces différents stades phénologiques.

Sur chaque arbre suivi, 10 inflorescences ont été mises sous sac pour les protéger de toute visite d'insecte, et 10 autres ont été maintenues à l'extérieur des sacs, en pollinisation libre. Plusieurs techniques existent pour la protection contre les visites. Parmi celles-ci, on peut citer l'isolation des fleurs avec des tubes de dialyse appropriés (SCHEMSKE *et al.*, 1978 ; SCHEMSKE, 1981 ; BIERZYCHUDEK, 1987), l'utilisation des capsules de gélatine subdivisées (PLEASANTS et CHAPLIN, 1983) et le recouvrement du pistil (CRUZAN, 1989 ; RICHARDSON et STEPHENSON, 1991).

Chez le tamarinier on note trois particularités dans la floraison :

- 1) après l'anthèse, le pollen reste collé à la face antérieure des anthères ;
- 2) les inflorescences qui naissent le long des anciens rameaux fortement lignifiés ou sur des jeunes rameaux encore verts sont de tailles variables ;
- 3) les fleurs groupées en grappes le long d'une inflorescence sont difficiles à isoler.

Partant de ce constat nous avons opté dans notre protocole pour une technique proche de celle de GOLDINGAY *et al.* (1991). Nous avons protégé les fleurs uniquement contre les visites d'insectes en utilisant une méthode par ensachage. Les sacs sont confectionnés avec du tissu de moustiquaire rigide dont les mailles sont assez petites pour s'opposer à la pénétration des insectes, mais permettent une bonne aération. Nous avons ensuite procédé à un comptage de fleurs pour chaque stade sur les inflorescences tous les trois jours, pendant un mois. Chaque inflorescence au sein de l'arbre est suivie individuellement.

### **2.2.2. A l'échelle de la population**

Au niveau de la population, nos observations ont été faites sur la floraison et la fructification. Pour chaque phase (floraison et fructification) nous avons déterminé *a priori* six stades, indépendamment de ceux définis au niveau de l'inflorescence. Ces nouveaux stades tiennent compte uniquement de l'état d'avancement de la floraison et de la fructification. Les stades phénologiques sont définis comme suit : le début de la floraison caractérisé par des boutons floraux (Bfl) ; la pleine floraison où dominent les fleurs ouvertes



(FO) ; la fin de la floraison matérialisée par la présence de fleurs fanées (FFn) ; le début de fructification avec l'initiation des fruits (FRI) ; la formation des fruits verts (FrV) ; la maturation des fruits (FrM). Les suivis consistent à évaluer la proportion de chaque stade au sein de l'arbre à chaque passage. Une cotation de 1 à 5 permet de quantifier la proportion des rameaux portant des fleurs et/ou des fruits se trouvant dans un stade phénologique donné : 0 = 0% ; 1 = 1-19% ; 2 = 20-39% ; 3 = 40-59% ; 4 = 60-79% ; 5 = 80-100%. Le suivi individuel des arbres a été réalisé durant deux cycles de floraison. La fréquence des observations est décadaire.

### 2.3. Analyses statistiques des données

L'analyse et l'interprétation des données phénologiques sont souvent délicates (WARTENBERG *et al.* 1987). La méthode de BOSHIER (1994) consiste à calculer le synchronisme du premier jour de floraison par rapport à la moyenne de la date de floraison.

Pour l'analyse des données de nos suivis phénologiques des inflorescences et des populations, nous avons utilisé des statistiques descriptives. Pour cela, nous avons construit des tableaux de fréquence des arbres se trouvant dans un stade phénologique donné pour chaque cotation et pour chaque date d'observation. Ensuite nous avons fait la somme de tous les arbres en floraison ou en fructification à chaque date d'observation à l'échelle de la population. A partir de ces nouvelles données, nous avons construit des phénogrammes pour décrire le déroulement de la floraison et de la fructification. Nous avons fait une analyse de variance canonique, dans laquelle les variables sont Fleur Fermée (FF), Fleur Ouverte (FO) et Fruit Initié (FRI). La comparaison porte sur l'évolution des différents stades au sein de la même inflorescence. Pour tester l'impact des visites d'insectes sur l'évolution des fleurs, nous avons testé le facteur ensachage croisé avec le facteur arbre.

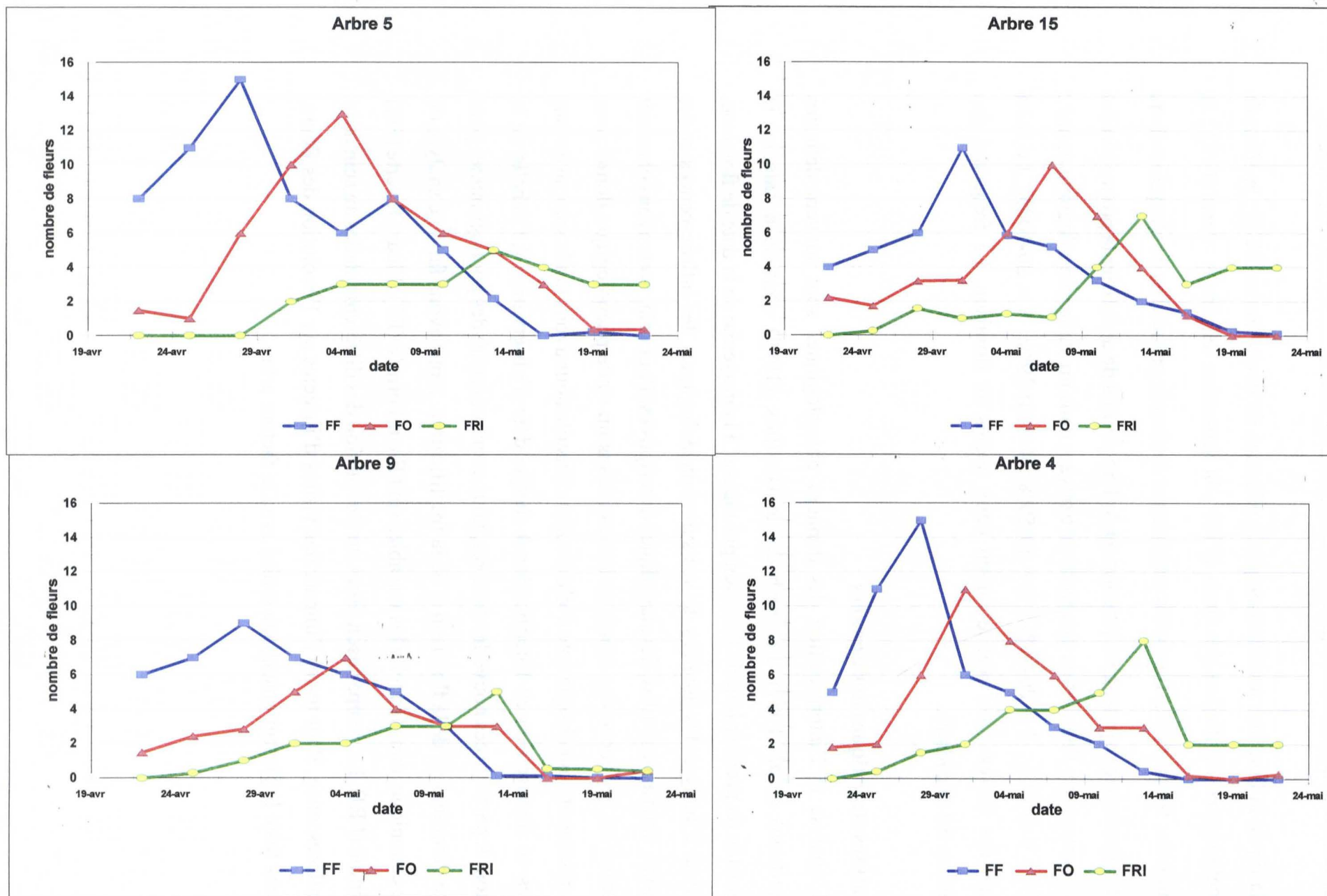


Fig.II.1. 5 : Evolution des stades phénologiques (FF = Fleurs fermées; FO = Fleurs Ouvertes; FRI = Fruits initiés) sur les inflorescences de 4 arbres de Dindéresso.



### III. RÉSULTATS

#### 1. Evolution morphologique de la fleur

L'initiation de la floraison commence par des boutons floraux (stade A). Ensuite, ceux-ci s'allongent pour donner le stade B. La fleur est alors en élongation complète prête à s'ouvrir. Après épanouissement les anthères restent fermées (stade C). Ils s'ouvrent 12 à 16 heures après et le pollen reste collé à la face inférieure des anthères (stade D). Au bout de 5 à 6 jours après l'anthèse, on remarque que l'ovaire prend du volume, la partie supérieure du stigmate se nécrose, les pièces florales et les étamines flétrissent (stade E).

#### 2. A l'échelle de l'inflorescence

L'apparition des inflorescences se fait à la fois sur les anciens rameaux lignifiés et sur les jeunes pousses de l'année en cours. La figure II.1.5 montre que l'apparition des boutons floraux est progressive et se déroule sur une période de 3 semaines. On note un chevauchement des différents stades au sein d'une inflorescence. Les fleurs ouvertes atteignent leur maximum au bout de 7 jours après le pic maximal des fleurs fermées. Les fruits initiés commencent deux semaines après le début de la floraison. Ils atteignent leur maximum 7 jours après celui des fleurs ouvertes. On note toutefois que l'allure des 3 courbes (fleurs fermées, fleurs ouvertes et fruits initiés) est identique pour tous les arbres observés. A la dernière date, on note que 0,24 % de fleurs ont produit des fruits initiés et certains arbres (arbre 9) n'ont même plus de fruits initiés. L'analyse de variance canonique montre que pour les fleurs fermées et les fleurs ouvertes, il y a une différence significative entre les arbres pour la date qui correspond au pic de floraison ( $p < 0,001$ ).

#### 3. A l'échelle de l'arbre

Au sein de l'arbre, on retrouve plusieurs stades au même moment. Seuls les stades extrêmes s'excluent. D'une part, les boutons floraux et les deux derniers stades de la fructification (fruits verts et fruits mûrs) et d'autre part les stades de la floraison avec les fruits mûrs. En étudiant la floraison au sein de quelques arbres (Fig.II.1.6), on constate que la floraison dure 2 mois environ. Les courbes de floraison de tous les arbres sont quasi

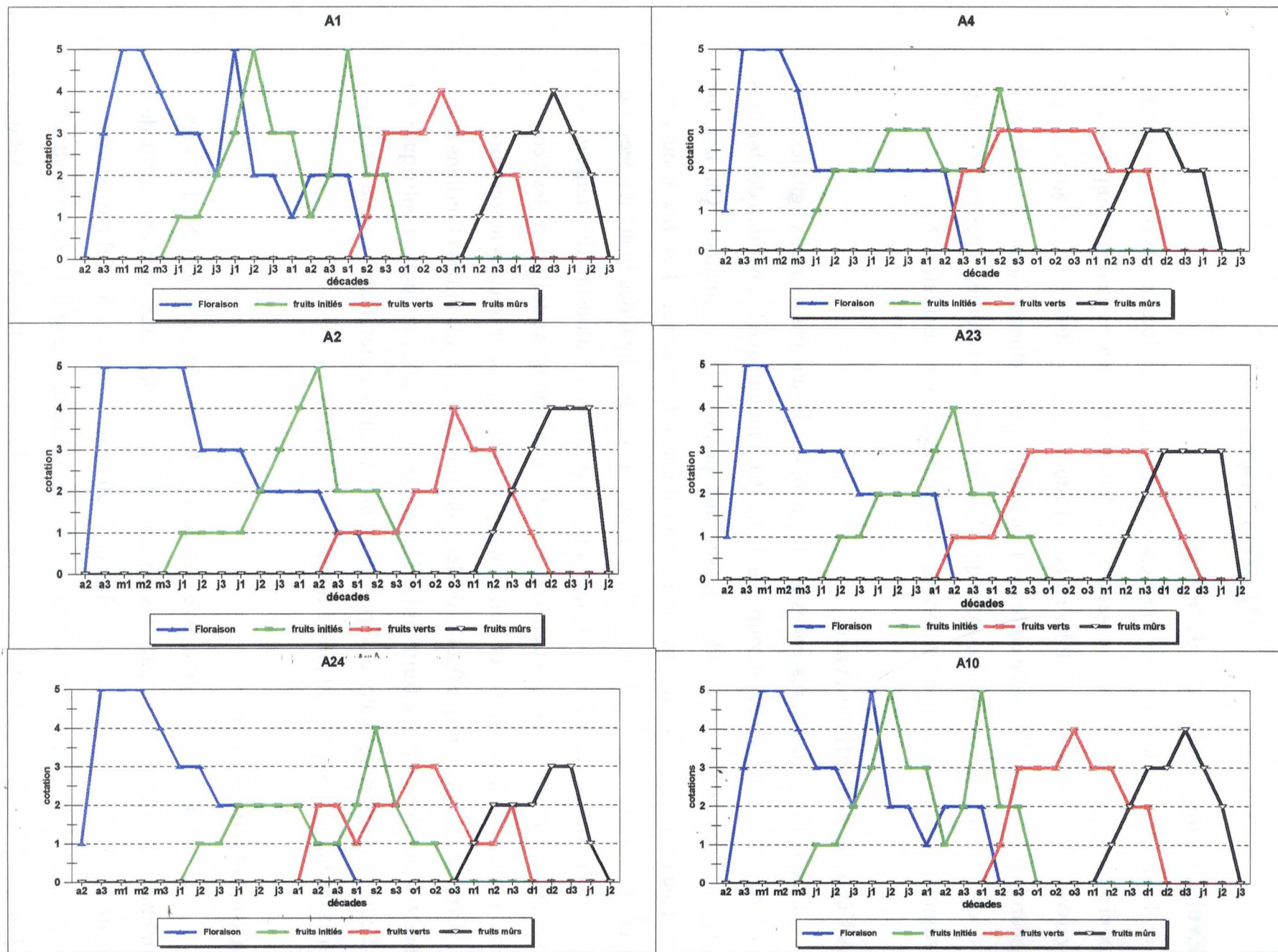


Fig. II.1.6 : Evolution de la floraison et de la fructification intra- arbre au sein de la population de Souroukoudinga



identiques. Cependant au niveau de la fructification, certains individus sont plus productifs que d'autres. Le pic de la floraison et celui des fruits initiés sont séparés par 5 décades, alors que la durée entre le pic des fruits initiés et celui des fruits verts est en moyenne de 7 décades. Chez les arbres 1 et 2, on note la présence de deux pics aussi bien au niveau de la floraison qu'au niveau de la fructification. Les pics pour tous les arbres se situent en août ou début en septembre, c'est-à-dire durant les mois les plus pluvieux en zone soudanienne. Signalons enfin que certains individus portent longtemps les fruits verts (arbres 4 et 23).

#### **4. A l'échelle de la population**

##### **4.1. Site de Souroukoudinga**

Au cours de la première année d'observation, la floraison a débuté dans la deuxième décade du mois d'avril. Sur les 36 arbres suivis, 31 seulement ont produit des fleurs. Parmi les arbres qui ont fleuri, 23 ont produit des fruits et 8 ont connu un avortement total des fleurs. En plus des 5 arbres qui n'avaient pas produit de fleurs au cours de la première année, deux nouveaux individus qui avaient fleuri au cours de l'année 1996 n'ont pas donné de fleurs en 1997. Ce qui donne un total de 7 arbres sans fleurs au cours de la deuxième année de suivi. Parmi les arbres en fleurs, 11 n'ont pas fructifié. Le tableau II.1.4 donne les différents numéros d'arbres qui n'ont pas fleuri et ceux des individus qui ont perdu totalement leurs fleurs au cours de la première et de la deuxième année. La figure II.1.7 qui décrit le déroulement de la floraison des arbres de Souroukoudinga montre que la floraison est synchrone au sein de la population.

La figure II.1.8 montre le déroulement de la floraison des arbres qui n'ont pas fructifié. On peut noter que seul l'arbre 13 est tardif au niveau de la floraison. L'individu 29 a une période de floraison très courte. Les pics de floraison des différentes phases se passent dans la même période. Malgré une perte totale de leur fleurs les arbres qui n'ont pas fructifiés ont eu une floraison abondante.

Tableau II.1.4 : Numéros de arbres sans fleurs et sans fruits et leur circonférence à 1,30 m. à Souroukoudinga.

arbres sans fleurs		arbres sans fruits	
numéro	circonférence (cm)	numéro	circonférence (cm)
8t	72	9t	74
17p	171	12z	69
18p	165	13m	74
19p	248	14m	69
22t	50	15m	65
25m	132	16p	77
		29z	95
		30z	128
		31m	165
		32m	240
		33z	58
		35z	129
		36z	106

t = zone 1 ; m = zone 2 ; p = zone 3 ; z = zone 4.

NB : les numéros ayant la même lettre se trouvent dans la même zone sur le terrain



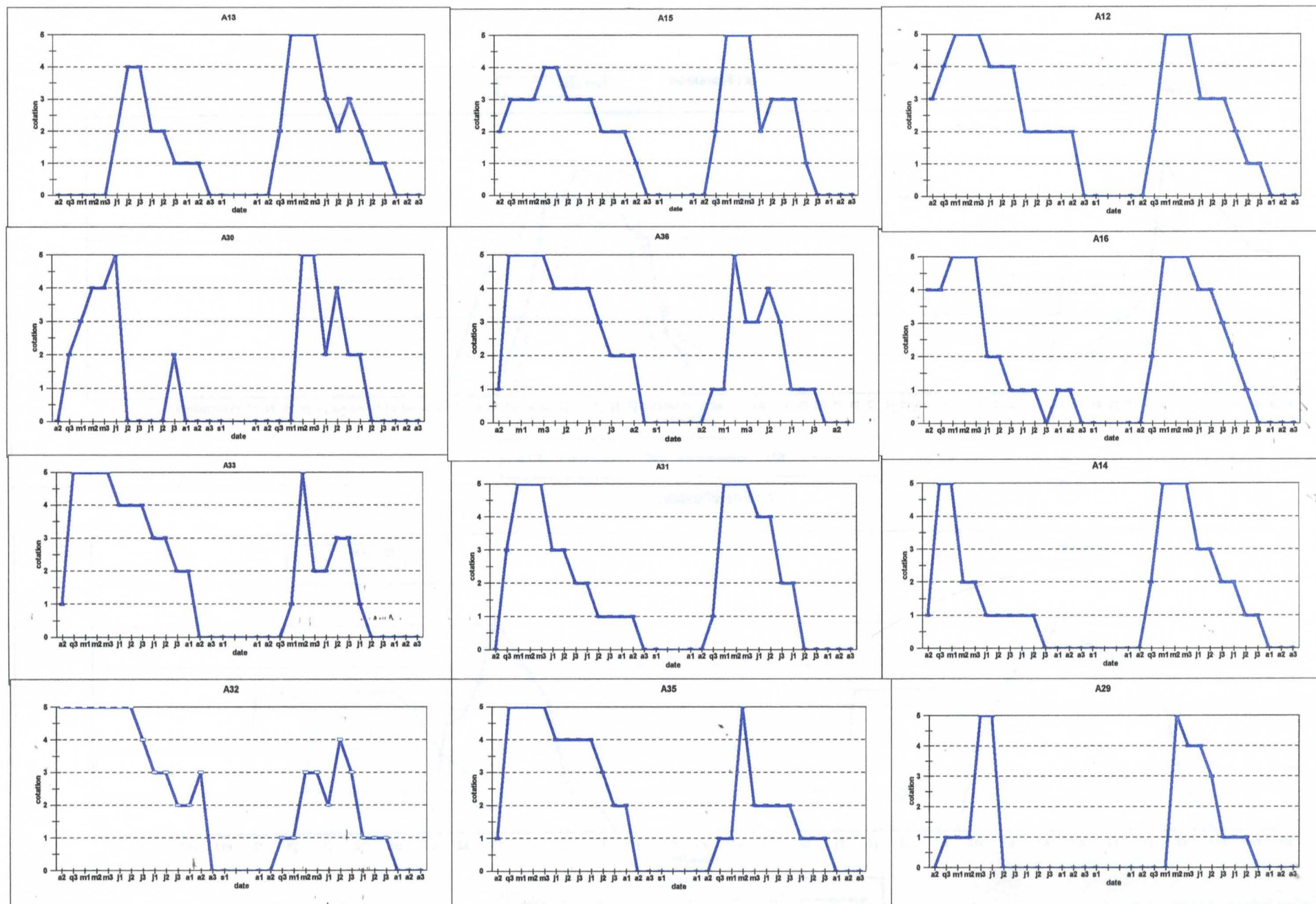
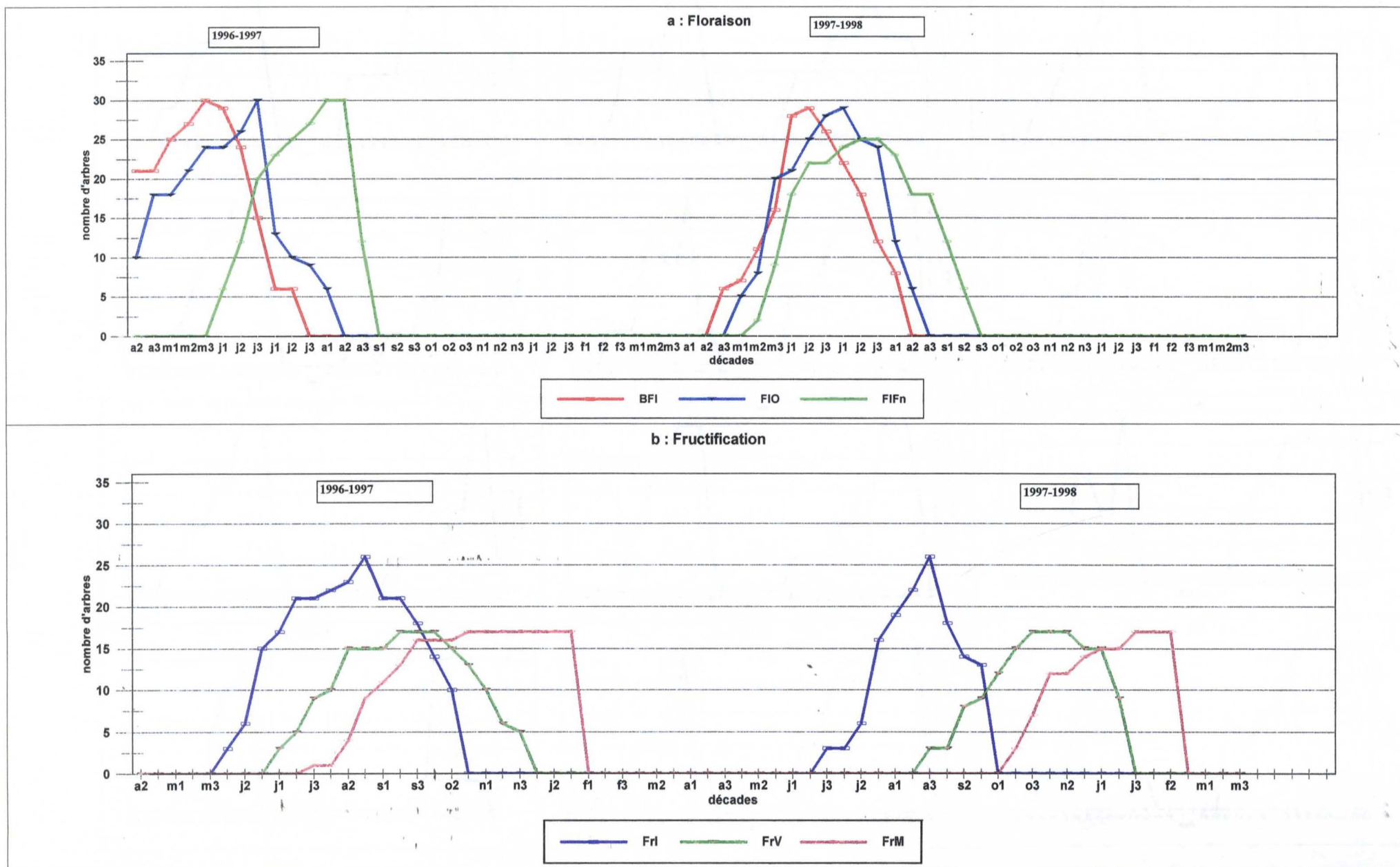


Fig. 8: Evolution de la floraison des arbres qui n'ont pas donné de fruits (deux cycles de floraison).



**Fig. II.1.7 : Evolution du nombre d'arbres en floraison (a) et en fructification (b) au sein de la population de Souroukoudinga (deux cycles de reproduction)**



## **4.2 Site de Yaté**

La floraison est synchrone au sein de la population et ne dure qu'environ deux mois. Cependant l'initiation des fruits a lieu entre juillet et août. On remarque également que les arbres ne portent pas longtemps de fruits mûrs comme à Souroukoudinga, car les habitants ont procédé à des récoltes.

La période qui sépare le pic des fleurs ouvertes et celui des fruits initiés est plus courte, environ quatre décades. La Figure II.1.9 illustre le déroulement de la floraison et de la fructification à Yaté de 1996-1998.

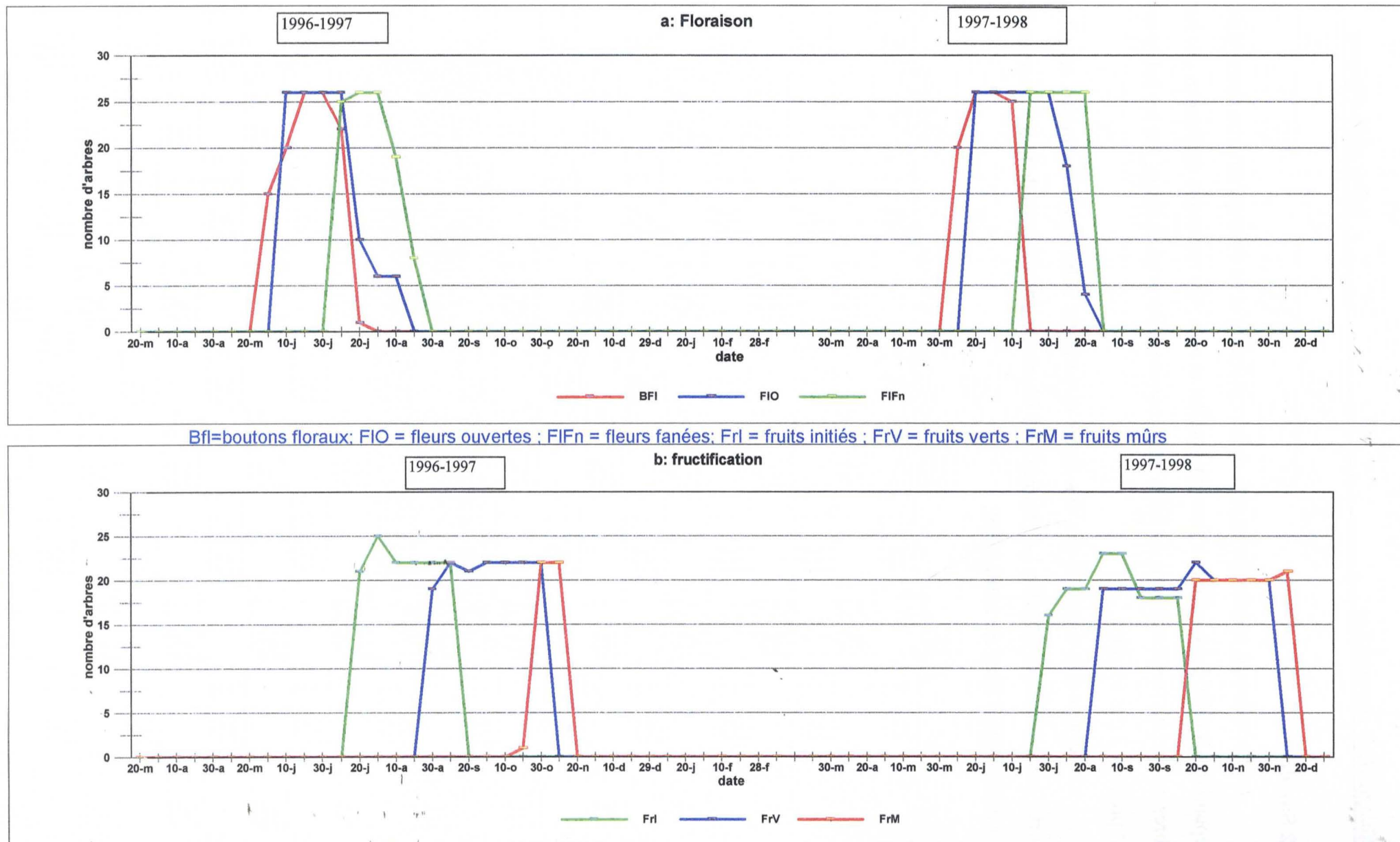


Fig.II.1.9 : Nombre d'arbres en floraison (a) et en fructification (b) au sein de la population de yaté (deux cycles)



#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

Le cycle de reproduction depuis l'initiation des premiers boutons floraux jusqu'à la maturation des derniers fruits dure environ 6 mois. Le caractère étalé de la floraison chez le tamarinier vient de la durée de la floraison au niveau des inflorescences et de l'arbre. En revanche, à l'échelle de la population tous les arbres fleurissent à la même période, à l'exception de certains individus légèrement tardifs ou précoces. Le pic de la fructification pendant les deux mois les plus pluvieux montre un certain synchronisme entre la reproduction et la pluviosité. Ceci confirme l'hypothèse selon laquelle la sélection naturelle favorise le synchronisme phénologique calé sur celui de l'hygrométrie du sol. Ce synchronisme traduit la stratégie adoptée par la plante pour mieux utiliser les ressources hydriques qui constituent le facteur limitant dans les zones soudaniennes et sahéliennes. Certains arbres n'ont pas fleuri pendant les 2 années d'observation, il est peu vraisemblable que ces individus soient immatures car ils possèdent un diamètre important. Les conditions locales du milieu ne laissent pas penser qu'ils aient été dans des conditions défavorables, d'autant que des individus visités ont fleuri. Il est donc envisageable que ces individus soient stériles. Par ailleurs certains individus qui ont fleuri n'ont produit que quelques fruits ou, dans certains cas aucun ; pour expliquer cet avortement quasi-total des fleurs plusieurs hypothèses peuvent être avancées :

- les arbres sont peu visités par les pollinisateurs ;
- les arbres sont isolés des autres et ne reçoivent que de l'autopollen ;
- les ressources sont en quantité insuffisante pour la formation des graines.
- ce sont des individus qui se comportent comme des donneurs exclusifs de pollen ;

Le synchronisme observé au niveau de la population montre que la reproduction du tamarinier est sous contrôle d'un paramètre extérieur dont une variation prononcée au cours de l'année déclencherait la floraison. A cet effet on peut penser aux facteurs climatiques (températures, pluviométrie, hygrométrie à la photopériode).

- Au sein d'une population on constate que tous les individus ne participent pas à la reproduction.

- On note que la floraison est plus précoce et dure plus longtemps à Souroukoudinga qu'à Yaté. Il s'écoule près de 30 jours entre le début de la floraison à Souroukoudinga et celle de Yaté. Cette précocité peut être également sous l'effet d'un paramètre climatique à variation annuelle. On peut penser au déplacement du front inter-tropical dont le mouvement du sud au nord est corrélé positivement avec la remontée de l'hygrométrie de l'air. De plus les réserves hydriques du sol sont plus importantes à Souroukoudinga qui reçoit 1000 mm/an de précipitation annuelle qu'à Yaté où il ne tombe en moyenne 400 mm de pluie dans l'année.

En conclusion, il ressort de cette étude que la phénologie des arbres au sein de la population est très variée. Le déroulement de la floraison est très étalé au niveau de l'inflorescence et de l'arbre, mais est synchrone au sein de la population. On peut noter également qu'au cours d'un cycle de reproduction, tous les individus au sein de la population ne participent pas à la création des descendants. Au sein d'une population on peut suspecter l'existence de génotypes stériles ou d'individus qui ne jouent que le rôle de la fonction mâle. La première hypothèse paraît peu probable car de tels individus sont rapidement éliminés par la sélection naturelle. Cependant certains individus peuvent être physiologiquement stérile soit du fait de l'âge ou d'autres facteurs de l'environnement. Des études plus poussées par l'utilisation de marqueurs moléculaires sur de l'ADN Chloroplastique permettront de déterminer les relations génétiques entre les différents individus au sein de la population de Souroukoudinga.



## **CHAPITRE II : POLLINISATION ET POLLINISATEURS**

## I. INTRODUCTION

WASER et PRICE (1982) ont discuté des effets de flux de pollen sur la structuration génétique des populations. Il ressort que la dispersion du pollen est l'un des facteurs qui conditionnent la structure génétique ainsi que l'évolution des régimes de reproduction des populations naturelles. Il existe plusieurs agents abiotiques (le vent, l'eau) et biotiques (les oiseaux, les insectes et les mammifères) qui peuvent assurer le mouvement du pollen. KEVAN et BAKER (1983) ont noté que dans la pollinisation entomophile, l'ordre des insectes qui intervient le plus dans la pollinisation est celui des Hyménoptères. LEPPIK (1956) a noté que chez les légumineuses, le pollen est en majeure partie disséminé par les insectes appartenant à ce groupe et que chez les Papilionioïdeae, les bourdons et les abeilles ont joué un rôle fondamental dans l'évolution des fleurs de leurs hôtes. ARROYO (1981) en conclut alors que les plantes de cette sous-famille, contrairement à celles des Caesalpinioïdeae et des Mimosoïdeae, sont pollinisées de manière plus restreinte par les pollinisateurs appartenant aux hyménoptères. Par exemple chez *Lathyrus silvestris* (HOSSAERT, 1988) et chez *Genista scorpius* (DIALLO, 1995), il a été démontré que les fleurs nécessitent obligatoirement l'intervention des insectes pour s'ouvrir et être pollinisées. FRANKIE *et al.* (1990) notent que dans les zones tropicales sèches, les abeilles sont les pollinisateurs les plus nombreux.

Les relations plante-pollinisateurs sont régies par les phénomènes de compétition et de mutualisme. BIRCH (1957) pense qu'il y a compétition quand plusieurs organismes (de la même espèce ou d'espèces différentes) utilisent des ressources communes présentes en quantité limitée, ou si ces ressources ne sont pas limitantes, quand en les utilisant les organismes se nuisent. Le mutualisme selon THOMPSON (1982) et BARBAULT (1995) est l'ensemble des relations de service réciproque que se rendent deux organismes vivants. Les relations de mutualisme se caractérisent donc par l'existence de gain réciproque. Dans ce type de rapport, la plante hôte procure plusieurs ressources nutritives pour attirer les insectes pollinisateurs, parmi lesquelles le nectar et le pollen sont les plus courantes. Dans l'un ou l'autre cas, la plante adopte diverses stratégies pour attirer les visiteurs, parmi lesquelles l'émission des substances volatiles aromatiques par les fleurs et l'orientation de type visuel (couleur intense ou fluorescences de certaines parties de la fleur) sont les plus courantes. KAY (1988) a montré que chez le genre *Genista*, l'étendard joue un rôle important dans



l'orientation visuelle. En retour des ressources nutritives que lui procure son hôte, le visiteur "se rend utile" en assurant le mouvement du pollen nécessaire à la reproduction de la plante. On peut alors penser que l'organisation dans l'exploitation des ressources de l'hôte va déterminer le comportement de chaque visiteur et orienter ainsi l'ensemble des mécanismes de la pollinisation. Il est donc nécessaire de connaître le mouvement des agents qui assurent le transport du pollen, car de leur comportement dépend la nature du pollen disséminé et la distance de transfert. A cet effet, BAWA et BUCKLEY (1989) ont montré que la nature du pollen (auto ou allopollen) déposé sur le stigmate est le premier facteur responsable de la chute précoce des fleurs et des fruits. SCHEMSKE et LANDE (1985) ont également lié le niveau d'allofécondation avec l'abondance des pollinisateurs.

Pour mieux cerner leur comportement, il est nécessaire de connaître le rythme de production des ressources qui les attirent sur la plante hôte, car de la nature et de la disponibilité de la ressource consommée par chaque type de pollinisateurs, va dépendre son comportement. RADHAMANI *et al.* (1993) ont noté chez le tamarinier que l'activité maximale des pollinisateurs le matin coïncide avec la viabilité maximale du pollen et le pic de la période de réceptivité du stigmate. STRONG *et al.* (1984), malgré cette importante relation entre les insectes et leurs hôtes avaient exclu l'hypothèse d'une co-évolution pour la plupart des relations plantes pollinisateurs par l'absence d'association stricte, puisque la plupart des insectes sont polyphages. De ce fait, toutes les espèces d'insectes n'imposent pas de pression sélective significative à leurs hôtes. De plus comme beaucoup d'insectes exploitent plus d'une espèce de plante, il est peu probable que des espèces différentes d'hôtes imposent à leur tour des pressions sélectives identiques aux insectes oligophages et polyphages.

Partant de l'approche faite par TILMAN (1982), nous avons considéré dans notre étude les ressources à deux niveaux :

1. Chez la plupart des angiospermes, le nectar et le pollen sont les deux principales ressources alimentaires qui attirent les insectes sur les fleurs SCOTT (1995).
2. Les pollinisateurs vis-à-vis de la plante. BRODY (1997) note que la compétition des plantes vis-à-vis des pollinisateurs est la première force de sélection qui rythme les mécanismes de la floraison. BAWA *et al.* (1990) ont discuté sur le fait que plusieurs auteurs ayant étudié en détail les pollinisateurs de plusieurs espèces végétales ont mis en évidence des groupes

communs appelés guildes. L'existence d'un groupe de pollinisateurs pour une espèce donnée et l'existence d'un groupe de plantes pollinisées par une même espèce de pollinisateur entraînent souvent des interactions négatives ou positives sur la reproduction de la plante.

Chez le tamarinier, qui appartient au groupe des légumineuses, on pense que ses pollinisateurs appartiennent au groupe des hyménoptères. RADHAMANI *et al.* (1993) avaient montré qu'en Inde les pollinisateurs du tamarinier étaient constitués par les abeilles, les mégachilles et les guêpes. Cependant, aucune description exacte n'est faite en zone tropicale sèche et on ignore leur spécificité ainsi que leur comportement. De plus BIE *et al.* (1998) ont montré que sur l'ensemble des zones soudaniennes et sahéliennes, la floraison du tamarinier dure environ 5 mois. Ce qui suppose non seulement que sa floraison se chevauche avec celle d'autres espèces végétales (compétition vis-à-vis des pollinisateurs), mais que plusieurs espèces de pollinisateurs peuvent intervenir dans la dissémination du pollen à différentes périodes de la phase de floraison. Un tel mode de pollinisation peut affecter de manière très significative le succès de la fructification.

Dans l'étude de la pollinisation entomophile nous avons voulu répondre à cinq questions :

- 1) Quels sont les agents qui assurent le mouvement du pollen ?
- 2) Les pollinisateurs identifiés sont-ils généralistes ou spécifiques ?
- 3) Quelles sont les ressources de l'hôte qui attirent les visiteurs ?
- 4) Quelles sont les stratégies adoptées par les visiteurs dans l'exploitation des ressources de leurs plantes-hôtes ?
- 5) Les visites sont-elles déterminantes pour le succès de la fructification ?

Nous avons identifié dans un premier temps les différents insectes qui visitent les fleurs. Dans une seconde étape, nous avons fait un rapprochement entre le rythme de production du nectar avec les périodes de visite des insectes. Ensuite, nous avons testé la durée de disponibilité du pollen physiologiquement viable. Puis nous avons identifié d'autres plantes hôtes des visiteurs dans chaque zone écologique. Pour finir, nous avons évalué l'impact des visites sur la fructification.



## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Matériel

#### 1.1. Sites d'étude

En plus des deux sites où se sont déroulés les suivis phénologiques (Yaté et Souroukoudinga) la collecte a eu lieu en zone soudano-sahélienne, notamment à Tiogo (100 km à l'Ouest) et à Kongoussi à 110 km au Nord de Ouagadougou.

#### 1.2. Matériel végétal

##### 1.2.1. Populations de tamarinier

La collecte de pollinisateurs est faite autour de plusieurs arbres dans les populations de Souroukoudinga et de Yaté ainsi que dans les plantations de 1986 et 1990 (essai comparatif de provenances au sein duquel les individus ont commencé à fleurir en 1997).

##### 1.2.2. Autres espèces végétales

Une autre collecte a été faite sur d'autres espèces végétales dont la floraison se situe avant ou en même temps que celle du tamarinier dans chaque zone écologique :

\* **En zone soudanienne et soudano-sahélienne:** *Cassia sieberiana* DC (Césalpiniacée); *Combretum micranthum* G. (Combretacée) ; *Piliostigma thonningii* (Schum.) Milne-Redh. (Césalpiniacée) ; *Acacia dudgeoni* Craib ex Holl (Mimosacée) ; *Dichrostachys glomerata* (Forssk.) Chiov. (Mimosacée), dont la floraison est chevauchante avec celle du tamarinier. *Crotalaria micronata* (Harms) (Papilionacée) ; *Parkia biglobosa* (Jacq.) Benth. (Mimosacée) ; *Vitellaria paradoxa* (Gaertn.) (Sapotacée) fleurissent juste avant le tamarinier.

\* **En zone sahélienne:** *Piliostigma reticulatum* (DC.) Hochst (Césalpiniacée); *Pterocarpus lucens* (Lepr. ex Guill. et Perrott) (Papilionacée); *Combretum micranthum* G. (Combretacée); *Combretum aculeatum* (Combretacée) ; *Feretia apodanthera* (Del.) (Rubiaceae), dont la floraison est chevauchante avec celle du tamarinier.

La collecte de nectar et de pollen est faite au sein de la population de Souroukoudinga. Les prélèvements sont faits sur des fleurs des stades C (fleur épanouie sans anthèse), D (fleurs épanouies avec anthèse) et E (fleur en fin de cycle avec des anthères en phase de flétrissement).

## 2. Méthodes

### 2.1. Capture des insectes visiteurs

La méthode utilisée pour capturer les insectes qui visitent les fleurs est celle du filet. Une toile est confectionnée en forme d'entonnoir puis fixée sur du fil de fer circulaire muni d'un manche. L'avantage de cette technique réside dans sa simplicité et sa précision, car elle permet de cibler les insectes qui butinent réellement les fleurs. Les collectes sont faites toute la journée les 10 premiers jours, puis nous avons effectué des observations et des captures axées sur des heures précises (6h ; 9h ; 12 h ; 14 h ; 18 h ) autour de 6 arbres pendant 5 jours consécutifs. L'identification des pollinisateurs (jusqu'au niveau du genre et/ou de l'espèce) a été faite par le laboratoire d'entomologie du département productions forestières de l'INERA (Burkina).

### 2.2. Collecte de pollen et test de viabilité

La collecte de pollen avait pour but de vérifier la viabilité du pollen susceptible d'être transporté par les visiteurs. Le test de viabilité du pollen permet de mettre en évidence sa période de maturité et celle de sa fertilité. Il peut être mené, soit au niveau laboratoire (HAUSER et MORRISON, 1964) ou sur le terrain après pollinisation artificielle (HESLOP-HARRISON *et al*, 1984). Dans notre étude nous avons opté pour la première méthode. Dans la collecte des fleurs nous avons préféré la méthode de LEDUC *et al*. (1990), qui consiste à collecter les fleurs à différents stades de leur développement, à celle de STANLEY et LINSKENS (1974) qui préconise la collecte des fleurs à différentes périodes de la journée. Après collecte les étamines sont immergées directement dans une solution de rouge de carmin. Le principe de cette méthode de coloration repose sur l'activité enzymatique des cellules. Le produit colore en rouge vif le pollen viable et en rose les cellules mortes (pollen vidé de son cytoplasme). Au laboratoire les étamines sont retirées de la solution de conservation. Puis, chaque anthère est écrasée et montée entre lame et lamelle. Un total de 100 anthères par stade floral reparti sur 40 fleurs prélevées sur 3 individus a été observé sous loupe binoculaire. Un comptage exhaustif est fait sur la quantité de cellules viables pour chaque anthère écrasée.



### **2.3. Collecte de nectar**

Les 5 stades initialement définis lors des suivis phénologiques ont servi pour suivre la production de nectar au niveau de la fleur. Sur les fleurs se trouvant aux stades C, D et E nous avons noté la présence (1) ou l'absence (0) de nectar à des intervalles de temps réguliers (6 h, 9 h, 14 h, 18 h). Nous avons d'abord fait des observations visuelles après élimination des pièces florales, puis vérifié la présence effective du nectar à l'aide de micro-tubes capillaires. Les quantités produites étant très faibles, nous n'avons pas pu quantifier les productions. L'opération a été faite pendant 7 jours sur 3 arbres. Pour chaque arbre, les observations ont été faites sur 25 fleurs par stade et ceci à chaque heure d'observation. Afin d'éviter la rosée, elles sont réalisées par temps sec.

### **2.4. Analyses statistiques**

Pour la production de nectar, nous avons fait dans un premier temps un comptage du nombre de fleurs ayant produit du nectar pour chaque stade de la fleur ouverte à différentes heures de la journée. Ensuite, nous avons construit un tableau des effectifs.

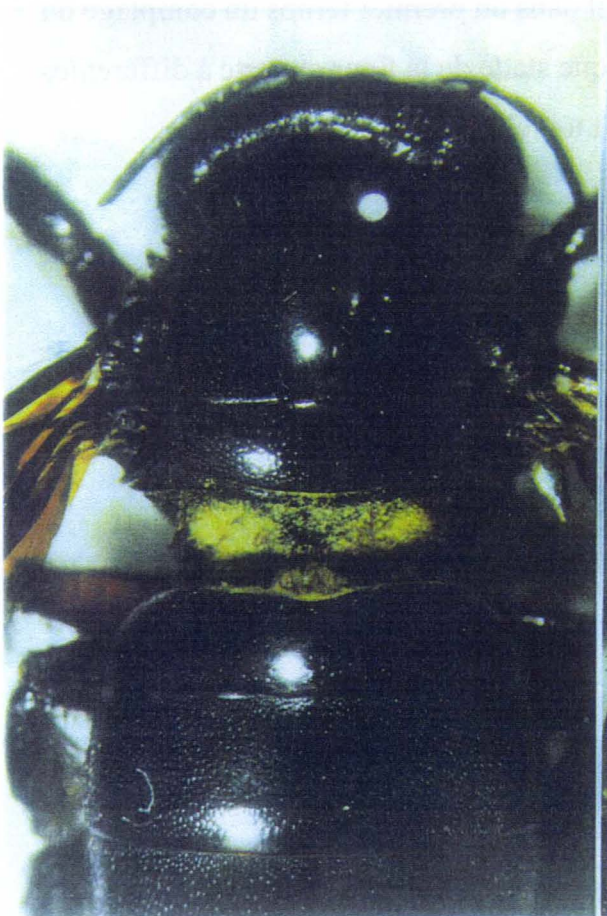




**a: *Apis mellifera adansonii* (Apidae)**



**b: *Megachile* sp. (Megachilidae)**



**c: *Xylocopa olivacea* (Anthophoridae)**



**d: *Polistes fastidiosus* (Vespidae)**

**Fig.II.2.1: Quatre pollinisateurs de *Tamarindus indica* en zones Soudanienne et Sahélienne (x10)**



### III. RÉSULTATS

#### 1. Détermination des visiteurs

Les captures ont permis de collecter sur les fleurs de *Tamarindus indica*, des insectes appartenant à 2 super-familles :

- la super-famille des Apoidea constituée de 3 sous-familles dont 2 genres ont été déterminés jusqu'au niveau de l'espèce ;
- la super-famille des Vespoidea au sein de laquelle une seule espèce a été capturée.

##### 1.1. Super-famille des Apoidea

L'observation des insectes appartenant à cette famille sous une loupe binoculaire montre que leur corps et leurs pattes sont fortement velus.

##### Famille des Apidae

###### - Sous-famille Apinae :

###### \* *Apis mellifera adansonii* (Fig. II.2.1a)

C'est la sous-espèce africaine de *Apis mellifera*, dont la sous-espèce européenne a donné l'abeille domestique. Les ouvrières, plus nombreuses que les guerrières accomplissent tous les travaux de la ruche, mais surtout assurent la récolte du pollen et du nectar. Elles sont les seules équipées pour accomplir cette tâche. Lors de la collecte de pollen, la butineuse l'humecte avec les sécrétions de ses glandes mandibulaires, puis le transporte sur les pattes postérieures jouant le rôle d'une corbeille à pollen.

###### - Sous-famille de Meliponinae

###### \* *Trigona* sp.

Les trigones sont des abeilles sociales dépourvues de dard. LE THOMAS *et al.* (1987) les ont décrites comme étant celles qui diversifient le plus leurs sources d'approvisionnement en pollen par le butinage de plusieurs espèces végétales.

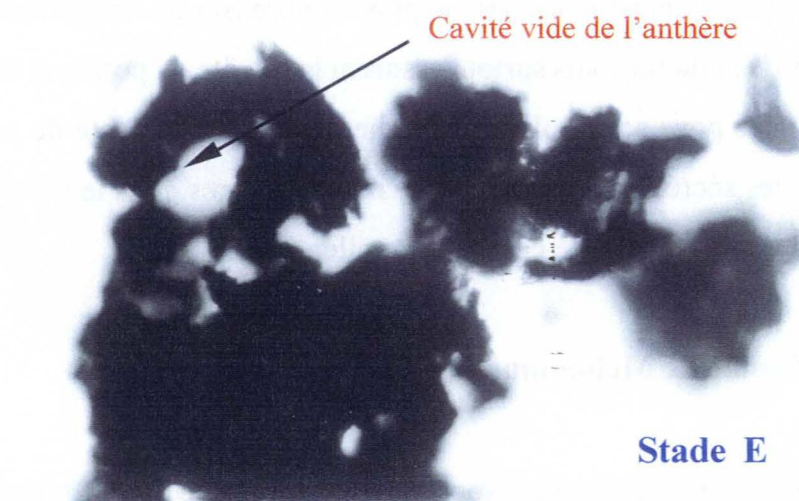
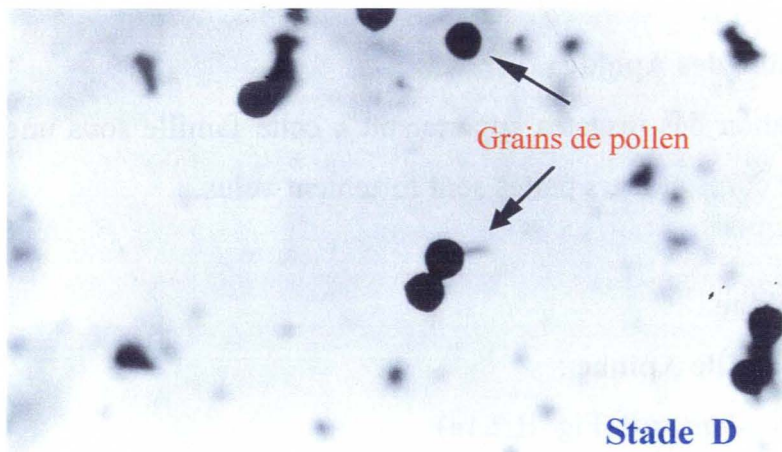
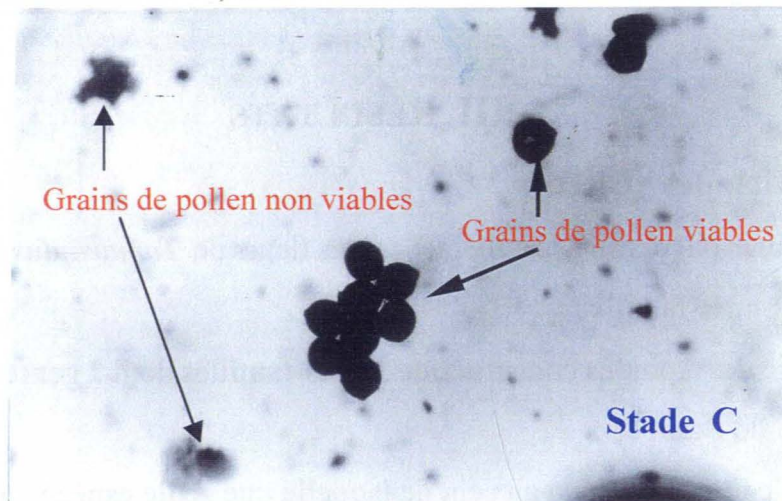


Fig. II.2.2 : Grains de pollen viables à différents stades phénologiques de la fleur (observation à la binoculaire grossissement X400).



**Famille des Megachilidae****\**Megachile* sp.** (Fig.II.2.1b)

Il s'agit d'une abeille solitaire dont les ailes sont fumées. Elle est fortement velue. Le genre est très répandu dans toute la zone tropicale. La femelle qui collecte le pollen ne le transporte pas dans la corbeille, mais dans une brosse ventrale située sous l'abdomen (GAVIN, 1992). Dans la langue peule, on l'appelle communément "l'abeille du paresseux". Elle voltige autour de la plante avec une grande vitesse et ne passe que quelques secondes sur la fleur. Les Megachiles ont des vols puissants qui leur permettent de joindre des arbres distants de plusieurs centaines de mètres.

**Famille des Anthophoridae :****\* *Xylocopa olivacea*** (Fig.II.2.1c)

C'est une abeille solitaire de 2 à 2,5 cm dont le corps très pointu est noir bleuté avec des ailes opaques violacées. L'abdomen est rayé vers l'arrière. Son corps et ses pattes velus lui permettent de transporter du pollen jusqu'au niveau du nid qu'elle perfore dans le bois mort des arbres ou des poteaux, d'où son nom d'abeille charpentière. Les adultes se nourrissent de pollen.

**1.2. Super-famille des Vespoidea****Famille des Vespidae****\**Polistes fastidiosus*** (Fig.II.2.1d)

Les Polistes vivent dans les nids d'alvéoles à pédoncule central fait d'un papier mince accroché à une branche ou à un mur. Leurs corps et leurs pattes sont pratiquement dépourvus de poils. Ils chassent les chenilles dans les fleurs qui serviront plus tard à nourrir leurs larves. Les adultes eux se nourrissent de pollen, d'où leur présence sur les fleurs.

Tableau II.2.1 : Nombre moyen de grains de pollen viable par arbre et par stade phénologique (total obtenu sur 100 fleurs/arbre).

Stade phénologique	Arbre 1	Arbre 2	Arbre 3
Stade C	167	70	32
Stade D	13	38	83
Stade E	4	6	6

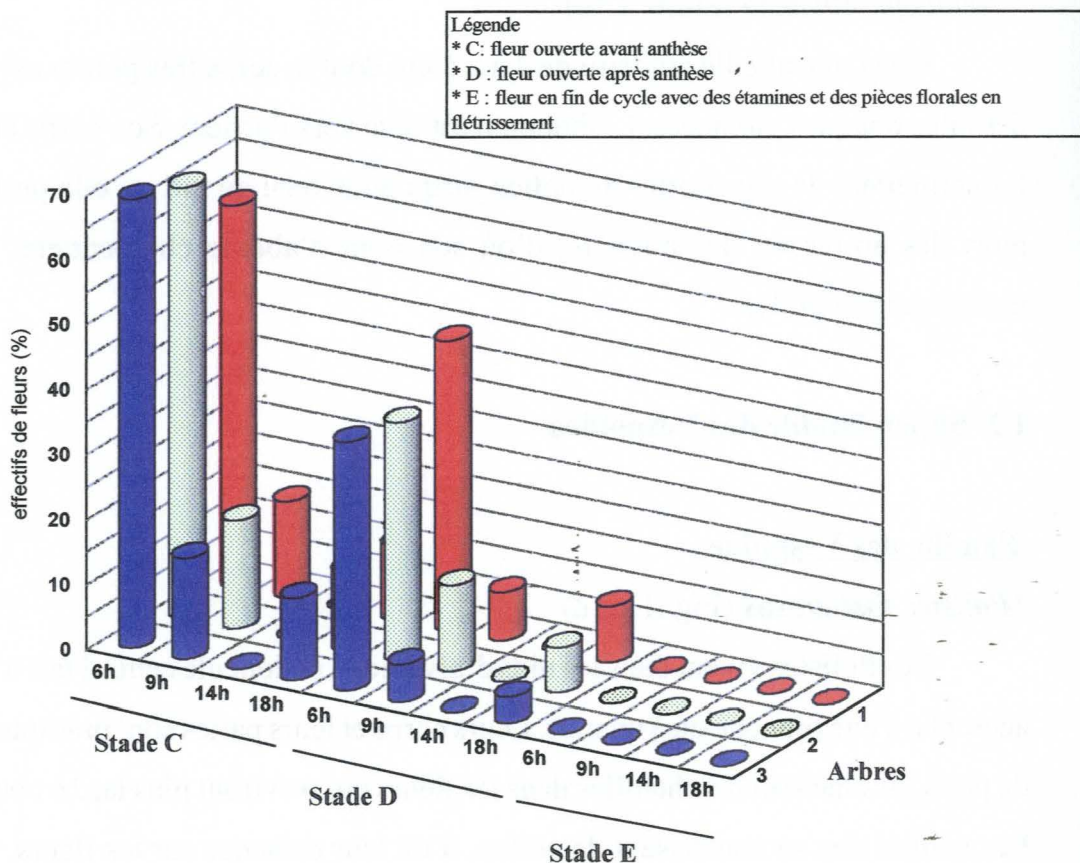


Fig. II.2.3 : Suivis journaliers de la production de nectar à différentes stades phénologiques de la fleur.



## 2. Comportement des visiteurs

### 2.1. Production de pollen et de nectar

#### 2.1.1. Le pollen

Aucun grain de pollen n'a été observé dans les anthères au stade bouton floral. Au stade B et C (Fig. II.2.2a) les grains de pollen viables colorés en rouge vif sont abondants environ 80 % de l'ensemble des grains observés dans chaque anthère. Ils sont soudés les uns aux autres sous forme d'amas compacts. Au stade D, ils deviennent moins abondants 40 % et se présentent sous forme isolée (Fig. II.2.2b). Ils disparaissent totalement au stade E, où les anthères ne sont plus que de simples cavités vides nécrosées (Fig. II.2.2c). Le tableau II.2.1 donne le nombre de grains de pollen viables observé pour chaque stade phénologique de la fleur de trois arbres.

#### 2.1.2. Production de nectar

L'observation de la production de nectar, effectuée sur 25 fleurs/stade/jour, à différentes heures de la journée (Fig. II.2.3) montre que ce sont en majorité les fleurs au stade C et en petit nombre les fleurs au stade D qui produisent du nectar, tôt le matin et tard dans l'après-midi. Aux heures chaudes, il n'y a plus de production, quel que soit le stade floral. Il n'y a pas de différence entre les 3 arbres sur le nombre de fleurs qui produisent du nectar ( $p > 0,5$ ).

### 2.2. Les visites journalières des insectes

Autour des arbres on note que *Apis mellifera* et *Polistes fastidiosus* sont les insectes qu'on observe le plus souvent dans un nuage de visiteurs, même si le *Polistes* était moins abondant au cours de la deuxième année. L'observation et la capture des insectes à différentes périodes de la journée à Souroukoudinga ont permis de rendre compte que les visites sont échelonnées dans la journée de 6 h à 18 h, chaque espèce apparaissant à certaines heures précises dans la journée. Ainsi on a identifié quatre périodes d'arrivée et on peut classer les insectes suivant ce découpage journalier :

- 1) Les matinaux (6 h-8 h) exclusivement constitués par *Apis mellifera* ;
- 2) Les insectes de la "deuxième heure" (8h-11h) dominés par *Polistes fastidiosus*, on

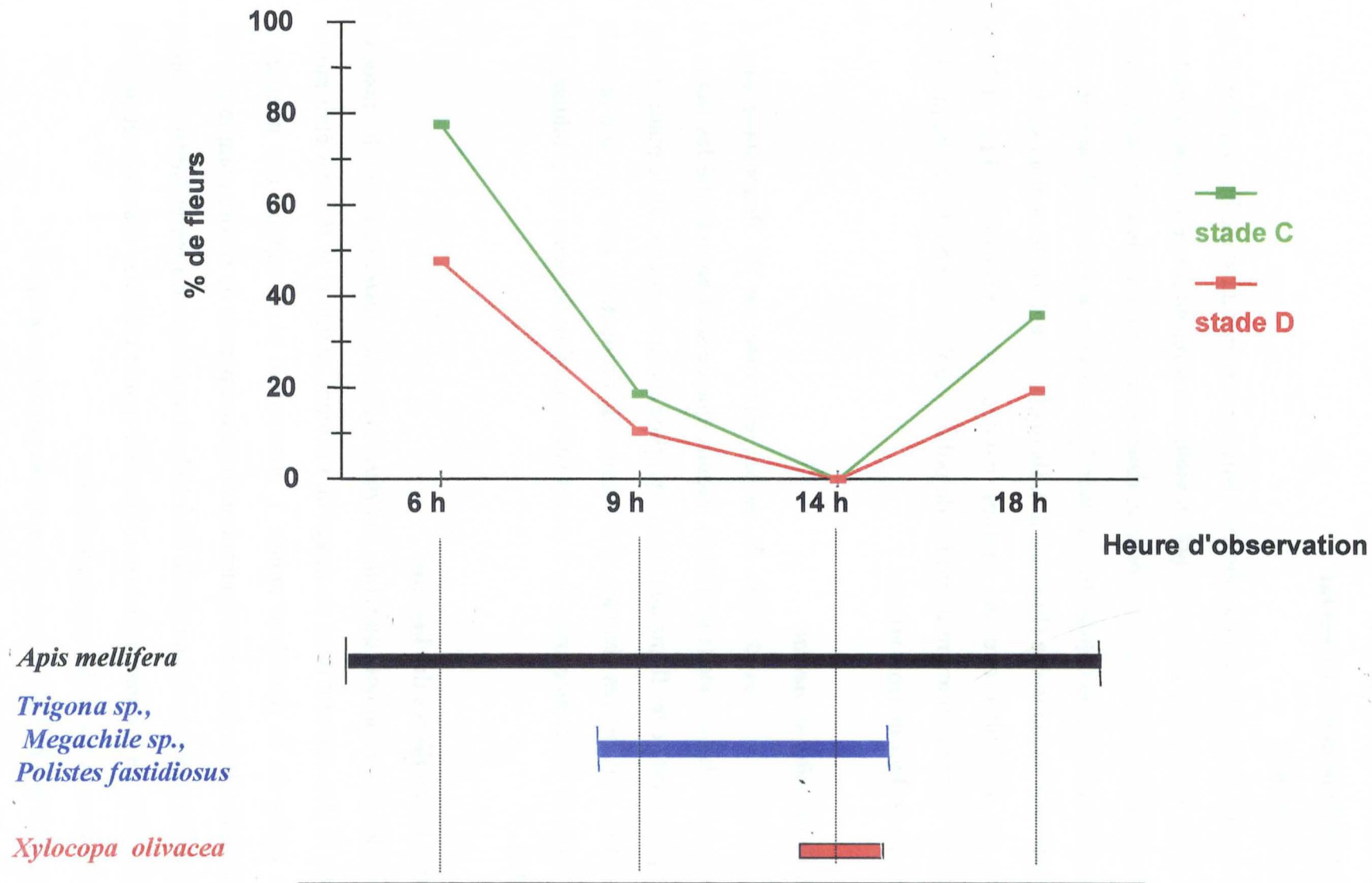


Fig. II.2.4 : Heures de visites des insectes et périodes de production du nectar par les fleurs au stades C et D



observe quelques *Apis mellifera* et les genres *Trigona* sp., et *Megachile* sp.;

3) Les insectes des heures chaudes (11 h-15h). Cette période de la journée est caractérisée par l'apparition d'une espèce jusque là absente du nuage de visiteurs, *Xylocopa olivacea*. Vers 15 heures, elle se fait discrète à nouveau dans le nuage de pollinisateurs constitué par *Polistes fastidiosus*, *Megachile* sp. et *Apis mellifera*.

4) Les crépusculaires (15h-18h). A cette période c'est *Apis mellifera* qui domine à nouveau dans le nuage jusqu'au coucher du soleil. Puis vers 18h c'est la seule espèce présente.

La figure II.2.4 résume les périodes de production du nectar et les heures de visites des différentes espèces d'insectes. On peut dire que seule *Apis mellifera* est présente pendant les périodes de forte production de nectar. Les autres visiteurs n'apparaissent qu'aux heures où la production de nectar est faible (*Polistes*, *Trigona* et *Megachile*) ou nulle (*Xylocopa*). *Apis mellifera* est également la seule espèce qui se rencontre tout au long de la journée.

### 2.3. Méthodes de butinage des visiteurs

L'observation des visiteurs a montré que contrairement aux fleurs de *Genista scorpius* (Papilionacée), celles de *Tamarindus indica* (Césalpiniacée) ne sont visitées qu'après épanouissement, lorsque les pièces florales sont encore turgescentes, c'est à dire aux stades C et D. On a noté que *Apis mellifera* est l'espèce qui passe le plus de temps sur l'arbre à l'inverse de *Xylocopa olivacea* et de *Megachile* sp. Si l'on découpe la couronne de l'arbre en trois niveaux (base, milieu et sommet) on note que *Polistes* et *Xylocopa* butinent principalement dans la strate haute ou moyenne du houppier, rendant ainsi leur capture difficile, alors que les autres visiteurs tels que *Megachile*, *Trigona* et *Apis* se rencontrent surtout au niveau de la base du houppier de l'arbre.

### 2.4. Autres plantes hôtes des visiteurs

Quatre des cinq espèces d'insectes capturées sur les fleurs du tamarinier en zone soudanienne ont été retrouvées en zone sahélienne. Seule *Trigona* sp. n'a été observée. La capture et l'identification des espèces d'insectes qui visitent les fleurs de quelques espèces végétales tout au long de l'année (floraison avant et à la même période que celle du tamarinier) montrent la diversité de plantes hôtes pour certaines espèces de visiteurs. En zones soudanienne et sahélienne, *Apis mellifera adansonii*, *Xylocopa olivacea* et *Megachile*

Tableau II.2.2 : Plantes visitées par chaque type de pollinisateur dans trois zones écologiques du Burkina.

Zone écologique	Sahélienne	Soudanienne / Nord Soudanienne
Insectes		
<i>Apis mellifera</i>	<i>Tamarindus indica.</i>	<i>Tamarindus indica</i>
	<i>Piliostigma reticulatum</i>	<i>Piliostigma thonningi</i>
	<i>Pterocarpus lucens</i>	<i>Acacia dudgeoni</i>
	<i>Combretum micranthum</i>	<i>Combretum micranthum</i>
	<i>Balanites aegyptiaca</i>	<i>Dichrostachys glomerata .</i>
	<i>Combretum aculeatum</i>	<i>Parkia biglobosa</i>
	<i>Feretia apodanthera</i>	<i>Vitellaria paradoxa</i>
<i>Megachille sp.</i>	<i>Tamarindus indica</i>	<i>Tamarindus indica</i>
	<i>Combretum micranthum</i>	<i>Combretum micranthum</i>
<i>Polistes fastidiosus</i>	<i>Tamarindus indica</i>	<i>Tamarindus indica</i>
<i>Trigona sp.</i>	-	<i>Tamarindus indica</i>
<i>Xylocopa olivacea</i>	<i>Tamarindus indica</i>	<i>Tamarindus indica</i>
	<i>Cassia sieberiana</i>	<i>Cassia sieberiana</i>
	<i>Combretum aculeatum</i>	<i>Dichrostachys glomerata</i>
	<i>Feretia apodanthera</i>	<i>Crotalaria micronata</i>



sp. ont été capturés sur d'autres espèces végétales. *Polistes fastidiosus* n'a été observé au cours de notre étude que sur *Tamarindus indica*. Le tableau II.2.2 montre le regroupement des insectes visiteurs en fonction des plantes-hôtes tout au long de l'année et les périodes de floraison des différentes espèces végétales visitées dans les 3 zones écologiques du Burkina. Partant de ces observations, nous avons regroupé les espèces végétales visitées par *Apis mellifera adansonii* d'une part et par *Xylocopa olivacea* dans chaque zone de collecte (Fig. II.2.5).

### 2.5. Impact des visites sur la floraison et la fructification

Les Figures II.2.6a et II.2.6b traduisent respectivement l'évolution de la floraison sur les inflorescences non protégées et protégées tout arbre confondu. La comparaison de ces courbes montre qu'au niveau des fleurs fermées et ouvertes, il n'existe aucune différence significative entre les inflorescences hors sacs et sous sacs, quelle que soit la date d'observation ( $P > 0,05$ ). On remarque que l'allure des courbes est indépendante de la protection. Le nombre de fleurs fermées augmente sur une courte période et décroît progressivement du 22 avril au 22 mai, aussi bien pour les rameaux protégés que ceux non ensachés. Pour les fruits initiés, on note une différence entre les inflorescences sous sacs et hors sacs. Sur les inflorescences sous sacs, il n'y a pratiquement pas de fruits initiés.

## A : *Apis mellifera*

### Zone soudanienne et nord soudanienne

décembre - février → <i>Parkia biglobosa</i>	décembre - janvier → <i>Vitellaria paradoxa</i>	avril-juin → <i>Tamarindus indica</i> <i>Dichrostachys glomerata</i> <i>Acacia dudgeoni</i> <i>Combretum micranthum</i>	juin-septembre → <i>Tamarindus indica</i> <i>Piliostigma thonningii</i>	septembre - octobre → <i>Ziziphus mauritiana</i>
---	--	---	---	---

### Zone sahélienne

novembre- février →	février - avril →	mai-juin → <i>Tamarindus indica</i> <i>Combretum aculeatum</i> <i>Combretum micranthum</i> <i>Feretia apodanthera</i>	juin-septembre → <i>Tamarindus indica</i> <i>Piliostigma reticulatum</i> <i>Mitragyna inermis</i>	septembre - octobre → <i>Balanites aegyptiaca</i> <i>Ziziphus mauritiana</i>
---------------------	-------------------	---	--	--

## B : *Xylocopa olivacea*

### Zone soudanienne et nord soudanienne

novembre - février →	février - avril →	avril-juin → <i>Tamarindus indica</i> <i>Dichrostachys glomerata</i> <i>Cassia sieberiana</i>	juin-septembre → <i>Tamarindus indica</i>	octobre - décembre → <i>Crotalaria micronata</i>
----------------------	-------------------	--	--	---

### Zone sahélienne

décembre-février →	février - avril →	mai-juin → <i>Tamarindus indica</i> <i>Combretum aculeatum</i> <i>Feretia apodanthera</i>	juin-septembre → <i>Tamarindus indica</i>	septembre - octobre →
--------------------	-------------------	--	--	-----------------------

Fig.II.2.5 : Quelques espèces végétales visitées au cours de l'année par *Apis mellifera* (A) et *Xylocopa olivacea* (B) dans 3 zones écologiques



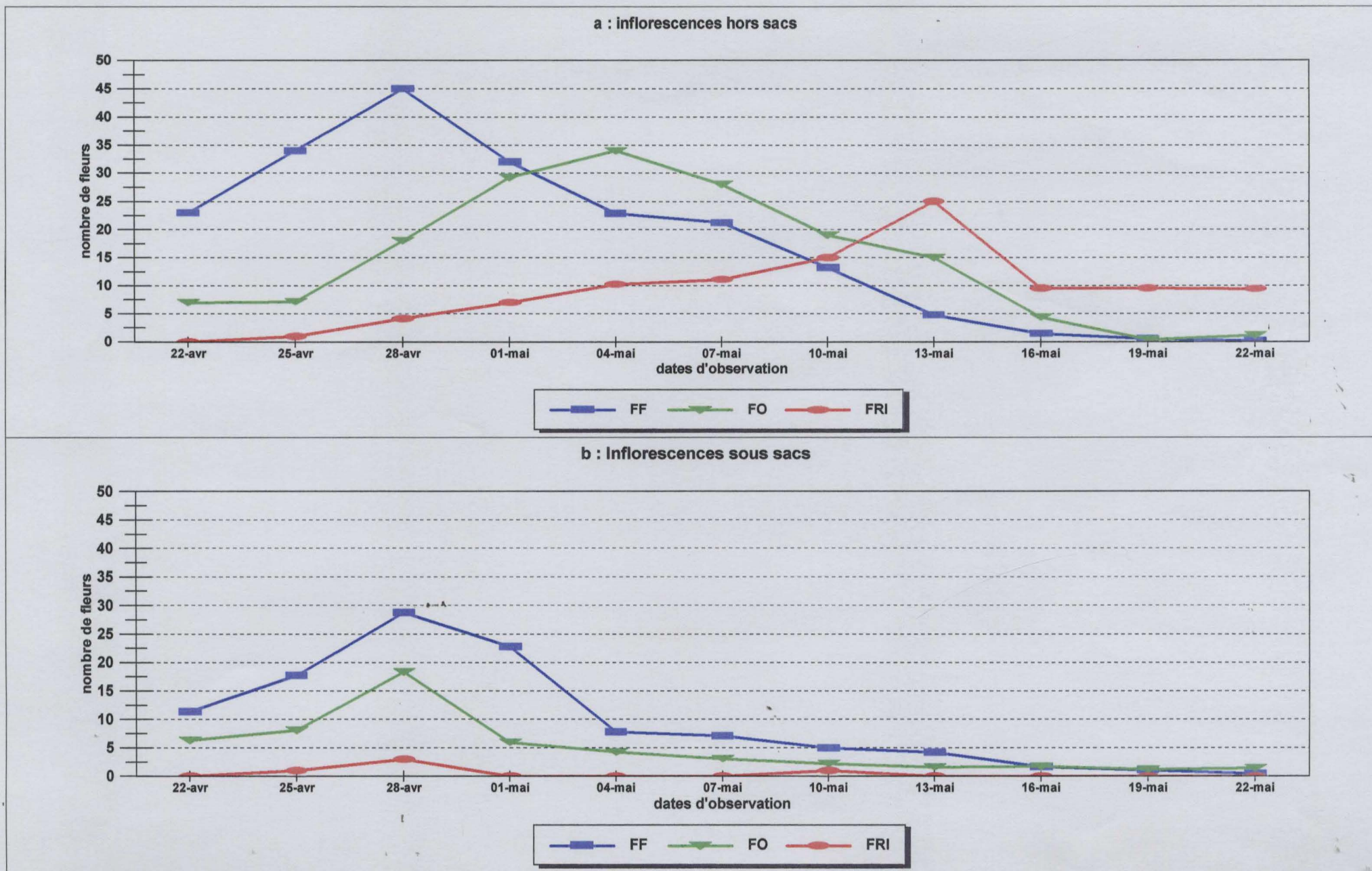


Fig.II.2. 6 : Impact des visites sur l'évolution ultérieure de la floraison : inflorescences non protégées (a) et protégées (b).



#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

La collecte et l'identification des insectes capturés sur *Tamarindus indica* montrent que les espèces appartiennent au même groupe que ceux identifiés en Inde. Ce qui confirme les travaux de LEPPIK (1956), selon lesquels les Légumineuses sont pollinisées principalement par les Hyménoptères, parmi lesquels les abeilles sont les plus nombreuses.

La méthode de butinage de *Apis mellifera* laisse penser qu'il dissémine une forte proportion d'auto-pollen. Pour les plantes allogames ayant un fort niveau d'auto-incompatibilité et dont la densité d'arbres au sein de la population est très faible, il peut se révéler être un mauvais pollinisateur. En effet, compte tenu du fait que les abeilles à miel changent rarement d'arbre, même en visitant plusieurs arbres dans la journée (ce qui est peu probable), seules les premières fleurs visitées reçoivent de l'allopollen, toutes les autres ont plus de chance d'être fécondées par l'auto-pollen. Il est connu depuis fort longtemps que les ouvrières se communiquent les distances, la qualité et l'emplacement des sources alimentaires par une danse qui est une sorte de langage. Donc, lorsque les butineuses vont à la collecte elles se dirigent vers l'arbre indiqué. Dans le même ordre d'idée, on a pu constater que chez *Genista scorpius*, les individus qui produisent le plus de fleurs ne sont pas ceux qui ont le meilleur succès à la fructification. Cette situation s'explique par le fait que les pollinisateurs du genêt constitués principalement d'abeilles, ne changent pas de plante tant qu'il y a des fleurs à visiter (DIALLO, 1995).

Par contre malgré leur nombre réduit dans le nuage de pollinisateurs, *Xylocopa olivacea* et *Megachile* sp. paraissent être des transporteurs efficaces, du fait non seulement qu'ils passent peu de temps sur l'arbre (donc peu d'auto-pollen disséminé), mais aussi parce que leurs vols puissants leur permettent de joindre des arbres distants de plusieurs dizaines de mètres. De plus, le caractère polyphage de *Xylocopa olivacea* lui permet de joindre d'autres populations grâce aux "plantes relais", soit de tamarinier soit d'autres espèces faisant partie du groupe de plantes hôtes qui fleurissent en même temps que le tamarinier. Ce mouvement du visiteur, peut être important dans le flux de gènes.

On constate que le pollen est disponible sur une courte période après l'ouverture de la fleur et que la production du nectar est périodique dans la journée. Ceci montre que la



production des deux principales ressources qui attirent les visiteurs sur le tamarinier (nectar et le pollen) n'est pas permanente durant toute la vie de la fleur. Elles peuvent donc se révéler limitantes pour les visiteurs. RADHAMANI *et al.* (1993) a noté que la viabilité du pollen du tamarinier dure 12 heures à la température ambiante d'une chambre. Ces observations confirment celles de STONE *et al.* (1995) qui ont noté que d'une manière générale la viabilité du pollen décroît rapidement avec l'âge et la durée d'exposition aux conditions environnementales. Une telle situation montre combien il est important que le visiteur (pollinisateur) arrive au bon moment pour transporter du pollen physiologiquement viable. De plus, on peut penser que les visiteurs vont s'approvisionner sur d'autres espèces végétales, diminuant ainsi l'intensité des visites sur le tamarinier.

L'identification et la mise en évidence des périodes de visite permettent de dire qu'il existe une certaine organisation des visiteurs dans l'utilisation des ressources (pollen et nectar) de l'hôte. Cette organisation, qui se traduit par un échelonnement des visites tout au long de la journée et la diversification des ressources utilisées, tendent à diminuer la compétition inter-spécifique. Par exemple, les heures de visite de certaines espèces d'insectes en dehors des périodes de production de nectar montrent bien que ces derniers sont plus intéressés par le pollen, le miellat sécrété par les fleurs et les feuilles, ou par des chenilles que celles-ci hébergent. Les *Polistes*, par exemple, chassent les larves de coléoptères ou les chenilles pour constituer des réserves à leurs larves. Il faut toutefois souligner que les adultes de cette espèce qui se nourrissent de pollen et qui n'ont été collectés que sur le tamarinier, sont considérés comme des compétiteurs potentiels dans l'utilisation du pollen. *Apis mellifera* est la seule espèce qui utilise simultanément le pollen et le nectar. Mais celle-ci a également diversifié ses sources d'approvisionnement en butinant les fleurs de plusieurs espèces d'arbres. Donc la compétition entre visiteurs est probablement faible à cause de la diversification des ressources utilisées et la diversité des plantes hôtes. A cet effet, ROUBIK (1979) note que dans le nord de la Côte d'Ivoire sous climat tropical sud soudanien, les abeilles taxonomiquement proches sont attirées par les mêmes fleurs et que les trigones paraissent être les plus généralistes. Au cours de nos observations, il ressort que c'est plutôt *Apis mellifera* qui est l'espèce la plus généraliste au Sahel et en zone soudanienne.

Une observation sur 3 espèces végétales en floraison placées les unes à côté des autres, a montré que *Xylocopa* passe successivement sur *Cassia sieberiana* et *Dichrostachys*

*glomerata*, alors que *Apis* visite les fleurs de *Dichrostachys glomerata* et d'*Acacia dudgeoni*. donc une seule espèce végétale est commune aux deux visiteurs. La première hypothèse est que les ressources produites par *Cassia sieberiana* ne sont pas accessibles à *Apis*, et que seul *Xylocopa* est équipé pour l'exploitation des ressources de cette plante. La deuxième hypothèse est que la stratégie de *Cassia sieberiana* pour attirer des visiteurs n'est pas détectable par *Apis*.

Partant du concept selon lequel, la guilda est un ensemble d'espèces affines qui partagent une même ressource importante du milieu, nous avons considéré l'existence de guilda à deux niveaux :

- la guilda de plantes, où l'insecte est considéré comme une ressource pour la pollinisation des plantes ;
- la guilda de visiteurs du tamarinier dont les ressources sont le nectar, le pollen, le miellat des pièces florales et les chenilles qui parasitent les fleurs.

L'identification d'un groupe de plantes visitées par les mêmes insectes identifiés sur *Tamarindus indica* a mis en évidence l'existence de deux guildes de plantes, l'une constituée de plantes visitées par *Apis mellifera* et l'autre formée par les plantes visitées par *Xylocopa olivacea*. On note qu'au sein de chaque guilda les plantes sont visitées successivement. Une telle exploitation échelonnée des ressources de tous les hôtes présents dans le milieu traduit les relations entre les plantes appartenant à diverses espèces. En prenant *Tamarindus indica* comme la plante centrale de notre étude, ces relations vont du mutualisme indirect à la compétition. En effet, nous pensons que certaines espèces végétales (*Parkia biglobosa*, *Vitellaria paradoxa*) et d'autres encore entretiennent les abeilles qui assureront la pollinisation sur *Tamarindus indica*. Il s'agit là d'une interaction positive. Par contre chez les plantes qui fleurissent en même temps que le tamarinier, *Dichrostachys glomerata*, *Combretum micranthum* en zone soudanienne et *Piliostigma reticulatum*, *Pterocarpus lucens*, *Combretum micranthum*, *Combretum aculeatum* et *Feretia apodanthera* en zone sahélienne, il y a une possibilité de compétition entre ces espèces et le tamarinier vis-à-vis des pollinisateurs. Il s'agit donc d'interactions négatives.

*Xylocopa olivacea* a été rencontrée sur *Tamarindus indica*, *Cassia sieberiana*, *Dichrostachys*



*glomerata* et *Crotalaria micronata*, en zone soudanienne et sur *Feretia apodanthera*, *Combretum aculeatum* et *Tamarindus indica* au Sahel. Des études faites sur les pollinisateurs dans la forêt de Shivana en Asie par MOMOSE *et al.* (1998) avaient montré le caractère polyphage de certaines espèces des genres *Xylocopa*, *Megachile* et *Apis*. Cette diversification des sources d'approvisionnement va tendre à limiter les effets de compétition avec les autres pollinisateurs. Des études de pollinisateur, faites dans la forêt de Sarawak sur l'île de Bornéo (Malaisie) ont montré que certains pollinisateurs sont spécialisés dans l'exploitation des ressources suivant les caractéristiques morphologiques de la fleur (ex. *Xylocopa* visite surtout les fleurs à long style) (MOMOSE *et al.* 1998).

SAKAI *et al.* (1999) ont également mis en évidence dans la même forêt, l'existence de guildes de plantes vis-à-vis des Anthophoridae et ont noté que ces assemblages sont fonction des caractéristiques de l'appareil floral.

Il a été démontré par de nombreux auteurs que les Légumineuses présentent des auto-incompatibilités plus ou moins strictes qui tendent à minimiser la proportion des individus consanguins au sein de la population (HOSSAERT, 1988). Or la méthode de butinage diffère selon les pollinisateurs. Ce comportement qui conditionne le type de pollen disséminé est fondamental pour assurer le succès de la fructification, compte tenu du type de pollen que ces derniers déposent sur le stigmate (allopollen ou autopollen). Chez certaines espèces de légumineuses tel que *Genista scorpius*, on a noté que la fleur n'est visitée qu'une fois au cours de sa vie. En effet, KAY (1988) a montré que l'étendard qui est fluorescent aux U.V. avant la visite devient aussitôt sombre après, ce qui n'autorise qu'une seule visite de la fleur de *Genista scorpius* au cours de sa vie. Si la fleur de tamarinier n'est visitée qu'une seule fois au cours de sa vie, les premières visites sont celles qui vont déterminer le succès de la pollinisation. Or on sait que *Apis mellifera* qui s'est révélé comme un visiteur pollinisateur qui change rarement d'arbre est la première espèce d'insectes à arriver sur la plante. Cette situation entraînera un déficit en pollinisation dont la conséquence se traduira par une fructification faible des plantes.

Les avantages ou les inconvénients pour la plante de ces comportements nutritionnels dépendent des "patterns" de la floraison de chaque espèce végétale. Chez *Tamarindus indica*, la phase de floraison dure près de cinq mois en zone soudanienne. Or BOSHIER et MESEN (1989) soulignent qu'en zone tropicale, étant donné que de nombreuses espèces d'insectes

sont saisonnières, il est fort probable, que si la période de floraison est très longue, différentes espèces d'insectes interviennent dans la pollinisation à différents moments de la phase de floraison. Ce mode de pollinisation échelonnée durant le cycle de floraison ou même au cours de la journée peut avoir un impact sur la reproduction du tamarinier dans deux cas :

- 1) L'absence d'un pollinisateur efficace (qui dissémine de l'allopollen) au moment de la pleine floraison et durant la phase de réceptivité du stigmate aura pour conséquence une mauvaise fécondation des fleurs, donc une reproduction médiocre ;
- 2) l'arrivée précoce de *Apis mellifera* (qui dissémine fortement de l'autopollen) aura pour conséquence d'augmenter le taux d'autofécondation, qui limite la fructification et la formation des graines.

Contrairement aux fleurs de *Genista scorpius*, celles de *Tamarindus indica* n'ont pas besoin de visites d'insectes pour s'ouvrir. De plus, la protection des inflorescences qui a peu d'effet sur l'évolution de la fleur, du bouton floral jusqu'à son épanouissement, mais, qui influe sur la chute des fleurs montre la nécessité d'une pollinisation croisée. De ce fait elle met en évidence le rôle combien important des insectes dans le transport du pollen. L'utilisation des sacs a peu d'impact sur le fonctionnement physiologique des inflorescences chez le tamarinier. Pourtant CORBET et DELFOSSE (1984) ont montré que l'ensachage ou la mise en cage des plantes peuvent influencer leur phénologie car elles réduisent leur radiation de 14 à 36%, en fonction du type de matériel utilisé. On note que les pertes de fleurs restent élevées même lorsque les fleurs ne sont pas protégées. Donc on peut dire que la chute des fleurs en cours est due à l'absence de visites d'insectes, mais que l'avortement des jeunes fruits en cours de formation proviendrait soit d'une limitation de ressource ou d'une pollinisation avec de l'auto-pollen.

En conclusion, *Tamarindus indica* constitue un excellent modèle pour décrire les relations entre les insectes qui visitent les fleurs et leurs plantes hôtes. Les visiteurs de *Tamarindus indica* sont nombreux et communs à d'autres espèces végétales qui n'appartiennent pas toutes à la sous-famille des Césalpiniacées ce sont donc des généralistes.



Ce "complexe" appelé guilde montre l'étroite relation entre les groupes de pollinisateurs et les groupes de plantes qui sont pollinisées successivement. On constate alors qu'au sein d'une forêt existent d'étroites relations entre les différentes composantes biotiques dans lesquelles les insectes constituent les agents vecteurs du pollen les plus importants. On note que la ressource consommée détermine les heures de visite.

### **CHAPITRE III : SYSTEME DE REPRODUCTION**



## I. INTRODUCTION

HAMRICK et MURAWSKI (1990) et HAMRICK et GODT (1989) ont montré que chez les végétaux le mode et le système de reproduction ont un rôle prépondérant dans la structure génétique des populations, qui affecte à long terme leur dynamique naturelle. Les plantes à fleurs peuvent être réparties en deux grands groupes :

- les plantes hermaphrodites pour lesquelles les fleurs sont bisexuées
- les plantes à fleurs unisexuées qui regroupent les monoïques (organes mâles et femelles portés par la même plante) et les dioïques (organes mâles et femelles sont portés par deux plantes différentes).

CHARNOV (1979) note que l'hermaphrodisme est favorisé lorsque l'effort à la reproduction, qui nécessite des investissements d'énergie de la part de la plante, est limité par la disponibilité des ressources dans le milieu. Il existe deux types de système de reproduction chez les angiospermes : l'autogamie, qui est la possibilité pour une plante de s'auto-féconder, et l'allogamie, qui nécessite la fusion de gamètes mâles et femelles provenant de deux individus différents. Cependant chez les espèces monoïques, certaines fleurs sont auto-fécondées alors que d'autres sont allo-fécondées. Ce qui suppose l'existence d'un système de reproduction mixte associant l'autogamie et l'allogamie. Le système de reproduction d'une espèce monoïque peut aller de l'autogamie stricte à l'allogamie préférentielle, jusqu'à l'allogamie stricte. Il faut toutefois noter que pour une plante il est plus facile de recevoir de l'autopollen que de l'allopollen, du fait que l'allo-pollinisation engendre des coûts par rapport à l'auto-pollinisation. Selon LLOYD (1979), LANDE et SCHEMSKE (1985), pour contrebalancer de tels coûts les individus allogames doivent présenter un avantage à long terme tel que le maintien de l'hétérozygotie au sein de l'espèce. SEDGLEY et GRIFFIN (1989) ont montré que l'auto-pollinisation est favorisée par l'hermaphrodisme (organes mâles et femelles portés par la même fleur). Cependant elle est contrôlée par deux facteurs qui sont l'orientation spatiale des anthères et du pistil et l'hétérostylie (distylie et tristylie). BARRETT (1988) souligne que l'hétérostylie est interprétée par MULCAHY et CAPORELLO (1970) comme un mécanisme floral qui tend à réduire l'auto-pollinisation.

L'allogamie est assurée par une pollinisation croisée entre individus différents. Elle est favorisée par deux facteurs de grande importance qui sont l'auto-incompatibilité et la dichogamie. NETTANCOURT (1977) a défini l'auto-incompatibilité comme l'incapacité des

plantes fertiles à s'auto-reproduire. L'auteur distingue 4 niveaux d'auto-incompatibilité :

- 1) stigmatique : le pollen ne germe pas sur le stigmate (auto-incompatibilité stricte) ;
- 2) au niveau du style : dans ce cas le pollen germe sur le stigmate mais sa progression dans le style est lente ou stoppée ;
- 3) gamétique : les tubes polliniques ne pénètrent pas les ovules ;
- 4) retardée : la fécondation a lieu, mais le développement de l'embryon est bloqué, parce que les gamètes mâles et femelles sont incompatibles.

Il convient cependant de signaler que dans des conditions extrêmes d'enclavement les espèces auto-incompatibles peuvent devenir auto-compatibles (LARSEN, 1982). L'auteur précise que l'auto-incompatibilité apparaît donc comme un système flexible. La manifestation de l'auto-incompatibilité suppose un contrôle non seulement au niveau pré-zygotique (stigmate, style et ovaire) qui conditionne la germination du pollen, la formation des tubes polliniques et leur progression jusque dans l'ovaire, mais également post-zygotique qui influe sur la formation et le développement des graines (BAWA et BUCKLEY, 1989). Cette barrière dans l'union des gamètes mâles et femelles appartenant au même individu ou à deux individus apparentés résulte d'une part, de la compétition post-pollinisation entre cellules mâles et d'autre part du tri effectué par l'appareil reproducteur de la femelle. Le rôle de ce tri, appelé sélection sexuelle, a été démontré dans l'évolution des systèmes de reproduction par plusieurs auteurs (LLÖYD, 1979 ; BAWA, 1980 ; GIVNISH, 1980 ; BAWA et BEACH, 1981 ; WEBB, 1981 ; CASPER et CHARNOV, 1982). C'est sur cette base que WILLSON (1982) a classé les plantes en deux groupes : les auto-compatibles et les auto-incompatibles. La plupart des espèces hermaphrodites présentent une auto-incompatibilité plus ou moins stricte, qui permet de limiter les croisements entre individus apparentés et de favoriser le maintien de l'hétérozygotie au sein des populations. Ceci procure un avantage qui est la vigueur des descendants pour les caractères adaptatifs. Lorsque l'auto-pollinisation se produit chez une plante allogame il se produit un ensemble de processus sélectifs appelés dépression de consanguinité qui tendent à freiner l'autogamie. A ces tris pré et post-zygotiques s'ajoute le faible pouvoir germinatif des graines issues d'auto-fécondations et la sélection naturelle qui agit sur les individus consanguins, plus fragiles.



Le deuxième facteur qui favorise l'allogamie est la dichogamie. C'est la séparation des organes mâles et femelles dans le temps. On peut noter que chez les plantes à fleurs hermaphrodites la durée de réceptivité du stigmate et la viabilité du pollen ne diffèrent que dans le cas de la dichogamie. Certains auteurs, comme SCHOEN (1977), SCHEMSKE *et al.* (1978) WILLSON et SCHEMSKE (1981), BERTIN (1982), LAMONT (1982) ont montré que la phase femelle dure plus longtemps que la phase mâle. Cependant il apparaît que les fleurs de nombreuses espèces végétales montrent des degrés différents de dichogamie. Soit le pollen n'est pas actif de 2 à 4 heures après l'anthèse, de telle sorte que la période de réceptivité du stigmate ne coïncide pas avec la fertilité mâle (SPENCER et KENNARD, 1955). Soit le stigmate est réceptif au moment de l'anthèse mais le pollen n'est pas actif. Enfin soit le pollen est actif et c'est le stigmate qui n'est pas réceptif parce que les sécrétions stigmatiques inhibent la germination des tubes polliniques (SCHROEDER, 1943). La réceptivité du stigmate peut être très courte (quelques heures seulement) ou périodique (les fleurs se ferment le soir et s'ouvrent le matin). Chaque espèce végétale en fonction de son mode de reproduction aura tendance à adopter la stratégie qui donne le meilleur succès reproducteur.

Chez le tamarinier l'hermaphrodisme, qui constitue un facteur favorable à l'autogamie, est contrebalancé par une structure spatiale peu favorable des anthères (plus courtes) et du pistil (plus long), orientés le plus souvent en sens opposé. Cette situation montre déjà une première barrière physique à l'auto-pollinisation. BAJPAI *et al.* (1968) ont montré que le tamarinier est une espèce protogyne, la réceptivité du stigmate se faisant un jour avant l'anthèse. Pourtant, on a pu constater que des individus isolés géographiquement se reproduisent, ce qui laisse penser à une endogamie au niveau de l'arbre. Pour mieux comprendre le système de reproduction nous avons voulu répondre à deux séries de questions.

1) quel est le système de reproduction préférentiel chez le tamarinier ? Est-ce une plante auto-incompatible ? Quel est le degré et le site de cette incompatibilité ? Comment se manifeste-t-elle ?

2) la circulation du pollen est-elle limitante dans la fructification ?

Tableau II.3.1 : Numéros dans le dispositif de terrain des arbres pollinisés manuellement à Souroukoudinga

n° dans la parcelle	Laboratoire	Terrain
	tubes polliniques	fructification
4	1	1
24	2	2
11	3	-
23	4	5
5	5	-
2	6	4
10	7	6
6	8	3



## **II. MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### **1. Matériel**

#### **1.1. Site d'étude**

Les pollinisations manuelles ont été réalisées uniquement à Souroukoudinga.

#### **1.2. Matériel végétal**

Les arbres pollinisés manuellement ont été échantillonnés au sein de la population de Souroukoudinga (tableau II.3.1). Sur les 10 arbres initialement sélectionnés 8 seulement ont été retenus, à cause de la perte précoce des fleurs des arbres 19 et 25. Dix rameaux fleuris ont été utilisés par arbre à raison de 10 fleurs/rameau/traitement.

### **2. Méthodes d'étude**

#### **2.1. Constitution de l'allopollen**

De nombreuses techniques existent pour collecter le pollen. Cependant, leur utilisation est fonction des caractéristiques de la fleur. Dans le cas du tamarinier, nous avons choisi d'utiliser une technique qui prend en compte le développement morphologique de la fleur. Pour cela, nous avons repéré les anthères se trouvant au stade C (fleur épanouie mais anthères non éclatées) et D (fleur ouverte avec des anthères nouvellement éclatées). Pour augmenter les chances d'avoir du pollen viable en quantité suffisante, nous avons prélevé les anthères des fleurs se trouvant dans ces deux stades. Les anthères sont mises dans des boîtes de Pétri puis écrasées avec douceur. L'allopollen est constitué d'un mélange homogène de pollen des autres arbres en floraison (12 en moyenne), en excluant les arbres qui ont perdu leurs fleurs au cours de la première année de suivis phénologiques. Pour chacun des 8 arbres sur lesquels nous avons effectué des croisements contrôlés nous avons constitué un lot d'allopollen.

#### **2.2. Pollinisations au pinceau**

Les méthodes utilisées dans les pollinisations artificielles sont nombreuses et varient en fonction de l'espèce. Dans notre étude, les pollinisations ont été faites sur des fleurs nouvellement épanouies sur lesquelles les anthères sont encore fermées (fleurs stade C). Après castration manuelle, le pollen est déposé à l'aide d'un pinceau sur le stigmate de la

fleur. Les témoins sont les fleurs qui se trouvent au stade D (fleurs ouvertes ayant des anthères ouvertes mais avec des pièces florales encore turgescents). Puis chaque inflorescence pollinisée a été protégée de toute visite d'insecte par des sacs. Les pollinisations ont été effectuées sur cinq jours non consécutifs, en dehors des périodes pluvieuses. Une partie des fleurs a été récoltée 5 jours après pollinisation pour l'observation des tubes polliniques et une autre partie laissée sur le terrain jusqu'à la fructification.

### **2.3. Coloration des tubes polliniques**

Les fleurs collectées au cinquième jour sont mises dans une solution de F.A.A. (Formol-Acide acétique-Alcool) qui permet de bloquer toute activité biologique et de fixer ainsi les fleurs dans l'état où elles ont été collectées. Au laboratoire, les échantillons sont retirés du F.A.A, puis plongés dans une solution Z (bleu d'aniline + détergent) dont le double rôle consiste dans un premier temps à rendre perméable les parois du pistil, puis dans une deuxième étape à colorer les tubes polliniques grâce à la présence de bleu d'aniline. Ensuite, les échantillons sont passés au bain-marie à 60°C pendant 45 minutes. A la fin de cette opération, les échantillons sont mis dans de l'alcool à 75°C pendant 72 heures, afin de permettre un ramollissement et éviter qu'ils ne se cassent lors du montage. Celui-ci se fait entre lame et lamelle dans du bleu d'aniline. La technique de coloration des tubes polliniques est celle de MARTIN (1958), reprise par HOSSAERT (1988). Le principe est le suivant : en se développant dans le style, les tubes polliniques déposent régulièrement des bouchons de callose, séparant ainsi l'extrémité contenant le cytoplasme, du tube vide situé au dessus. Comme le bleu d'aniline se fixe préférentiellement sur la callose, on observe sous la lumière ultra-violette, des filaments faiblement fluorescents entre-coupés par des courtes zones à fluorescence plus vive. Celle-ci est due à la teinture du bleu d'aniline. Le protocole détaillé est donné en annexe II.3.1.

### **2.4. Observation des tubes polliniques**

Les observations sont faites au microscope à fluorescence à filtre jaune. L'évaluation consiste à dénombrer à l'aide d'une cotation le nombre de tubes polliniques contenue dans chaque partie du pistil (stigmate, style et ovaire). Quatre cotations dont les valeurs vont de 0 à 3 ont été affectées : 0 = pas de tube pollinique ; 1 = 1-3 tubes polliniques ; 2 = 4-6 tubes



Tableau II.3.2 : Traitements de pollinisation effectués sur des fleurs.

<u>Traitements sur fleur</u>
T1 : allopollen sur fleur stade C
T2 : autopollen sur fleur au stade C
T3 : témoin fleur au stade E

polliniques ;  $3 \Rightarrow 6$  tubes polliniques. Au niveau de la production des tubes polliniques nous avons quantifié les grains de pollen qui ont germé sur le stigmate, les tubes polliniques contenus dans le style et dans l'ovaire. Nous avons ensuite compté le nombre d'ovules fécondés et le nombre total d'ovules observés dans l'ovaire. Une variable nombre d'ovules fécondés/nombre d'ovules observés a été calculée.

## 2.5. Variables mesurées dans la production fruitière

Les fleurs au stade C initialement castrées à la main ont reçu soit de l'allopollen soit de l'autopollen puis ont été protégées et laissées jusqu'à la fructification. Les témoins sont des fleurs aux stades C et E. Toutes les fleurs traitées ont été marquées puis protégées de toute nouvelle visite d'insectes. Nous avons un total de 3 traitements (tableau II.3.2).

Dans la production de fruits nous avons compté le nombre de gousses produits par traitement, le nombre de loges formées par gousse et le nombre de graines contenues dans chaque gousse.

## 2.6. Analyses statistiques

### 2.6.1. Tubes polliniques

Une première analyse a permis de s'assurer de la normalité des données. Ensuite nous avons fait une analyse de variance par le modèle linéaire généralisé (GLM). Pour le nombre d'ovules fécondés, nous avons ramené les comptages en pourcentage, puis effectué une transformation de la variable en arc sinus avant de faire l'analyse. Un test de Khi-deux a permis de rendre compte de l'évolution des tubes polliniques dans chaque compartiment du pistil. Les analyses de variance ont été faites par le modèle linéaire généralisé (GLM), et la comparaison des moyennes des cotations avec le test de Duncan (= 5 %). Le modèle global pour chaque variable (stigmate, style ovaire et nombre d'ovule fécondés) s'écrit :

$$Y_{ijk} = \mu + P_i + A_j + (PA)_{ij} + E_{ijk}$$

$$Y_{ijk} = \text{variable mesurée}$$

$$\mu = \text{moyenne de l'essai}$$

$$P_i = \text{effet du mode de pollinisation } i, i = \{\text{auto, allo, libre}\}$$

$$A_j = \text{effet de l'arbre } j, j = \{1, 2, \dots, 8\}$$

$$(PA)_{ij} = \text{interaction mode de pollinisation/arbre}$$

$$E_{ijk} = \text{Erreur}$$



### 2.6.2. Production de graines

Deux hypothèses sont testées dans cette expérimentation, d'une part l'impact de la nature du pollen sur la formation des gousses et la production de graines. D'autre part l'effet limitant de la circulation du pollen sur les productions fruitières. Dans chaque cas, les modèles peuvent s'écrire :

variable nombre de gousses peut se décomposer en deux modèles.

- Etude de l'effet mode de pollinisation :  $Y_{ijk} = \mu + P_i + E_{ijk}$

- Etude de l'effet arbre :  $Y_{ijk} = \mu + A_j + E_{ijk}$

$Y_{ijk}$  = nombre de fruits

$\mu$  = moyenne de l'essai

$P_i$  = effet du mode de pollinisation  $i$ ,  $i = \{\text{auto, allo, libre}\}$

$A_j$  = effet de l'arbre  $j$ ,  $j = \{1, 2, \dots, 6\}$

nombre de loges et nombre de graines

$Y_{ijk} = \mu + P_i + A_j + (PA)_{ij} + E_{ijk}$

$Y_{ijk}$  = variable mesurée

$\mu$  = moyenne de l'essai

$P_i$  = effet du mode de pollinisation  $i$ ,  $i = \{\text{auto, allo, libre}\}$

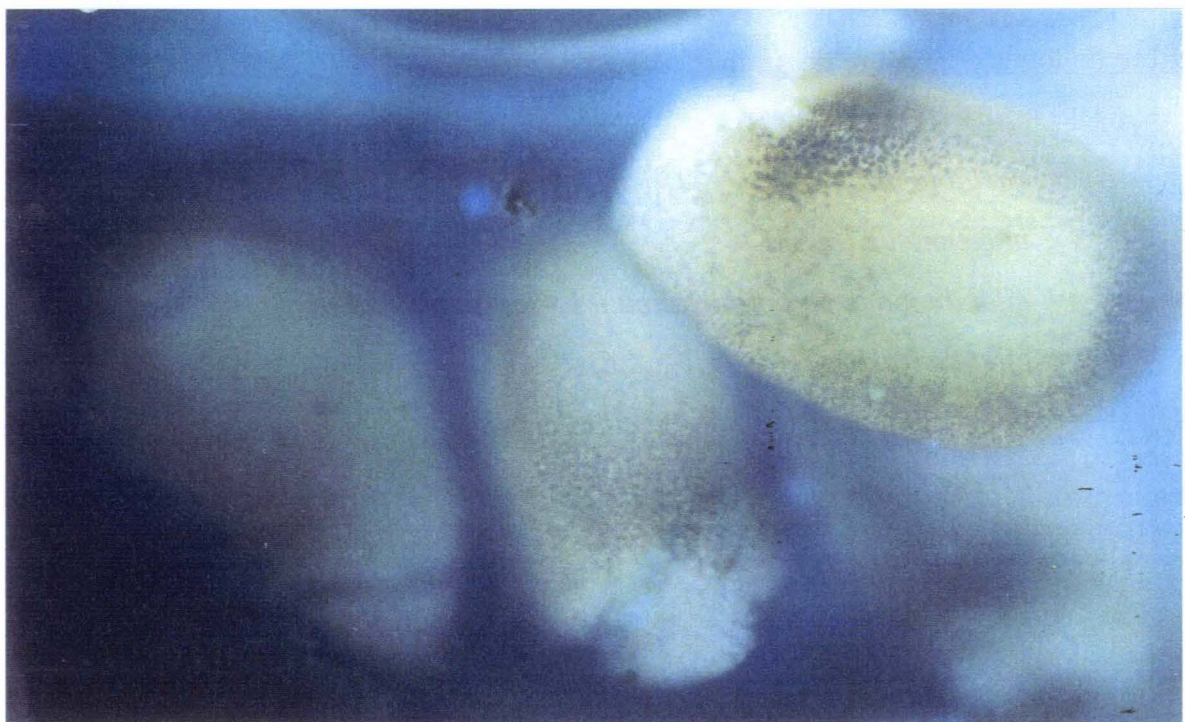
$A_j$  = effet de l'arbre  $j$ ,  $j = \{1, 2, \dots, 6\}$

$(PA)_{ij}$  = interaction mode de pollinisation/arbre

$E_{ijk}$  = Erreur



a : Ovule fécondé



b : Ovules non fécondés

Fig. II.3.1 : Ovule fécondé en allopollinisation (a) et non fécondé au stade C (b)



### III. RÉSULTATS

#### 1. Germination des tubes polliniques

##### 1.1. Quantification

La figure II.3.1a montre que les tubes polliniques atteignent les ovules dans le cas des fleurs au stade D, alors que sur la fleur au stade C, il n'y a ni germination ni présence de tubes polliniques (Fig. II.3.1b). Ceci montre qu'il n'y a pas de pollinisation avant les visites et que la pollinisation par le vent est pratiquement nulle. Notre étude consiste donc à comparer d'une part les deux modes de pollinisation manuels entre eux et d'autre part de les comparer avec celle de la pollinisation libre (fleur stade D).

La figure II.3.2 montre qu'il y a germination des grains de pollen sur le stigmate, que des tubes polliniques sont présents dans le style et dans l'ovaire, et que ces derniers fécondent les ovules, quel que soit le mode de pollinisation. Cependant, les analyses de variance effectuées sur le comptage des tubes polliniques (tableaux II.3.3 à II.3.5) et sur le pourcentage d'ovules fécondés (tableau II.3.6) montrent que la germination du pollen, la croissance des tubes polliniques et la fécondation des ovules dépendent fortement du mode de pollinisation. Il y a des différences très significatives au niveau du style, de l'ovaire et du nombre d'ovules fécondés entre les 3 modes de pollinisation. Leur nombre est significativement plus faible dans le cas de l'auto-pollinisation. On remarque que la proportion des tubes dans le style et dans l'ovaire est plus importante dans le cas de l'allopollinisation contrôlée et de la pollinisation libre. On note également qu'hormis dans le style, les différences entre les arbres sont très significatives. Cependant, il n'existe aucune interaction entre le mode de pollinisation et les arbres ( $P > 0,05$ ). La comparaison des moyennes des 3 modes de pollinisation par le test de Duncan (tableau II.3.7) montre qu'il n'y a pas de différence entre l'allopollinisation et la pollinisation libre. Par contre, la différence est très significative entre ces derniers et l'auto-pollinisation, aussi bien au niveau du stigmate, du style et de l'ovaire que du nombre d'ovules fécondés. La comparaison des moyennes pour le facteur arbre par le même test (tableau II.3.8) montre la constitution des groupes homogènes au niveau de chaque partie du pistil.



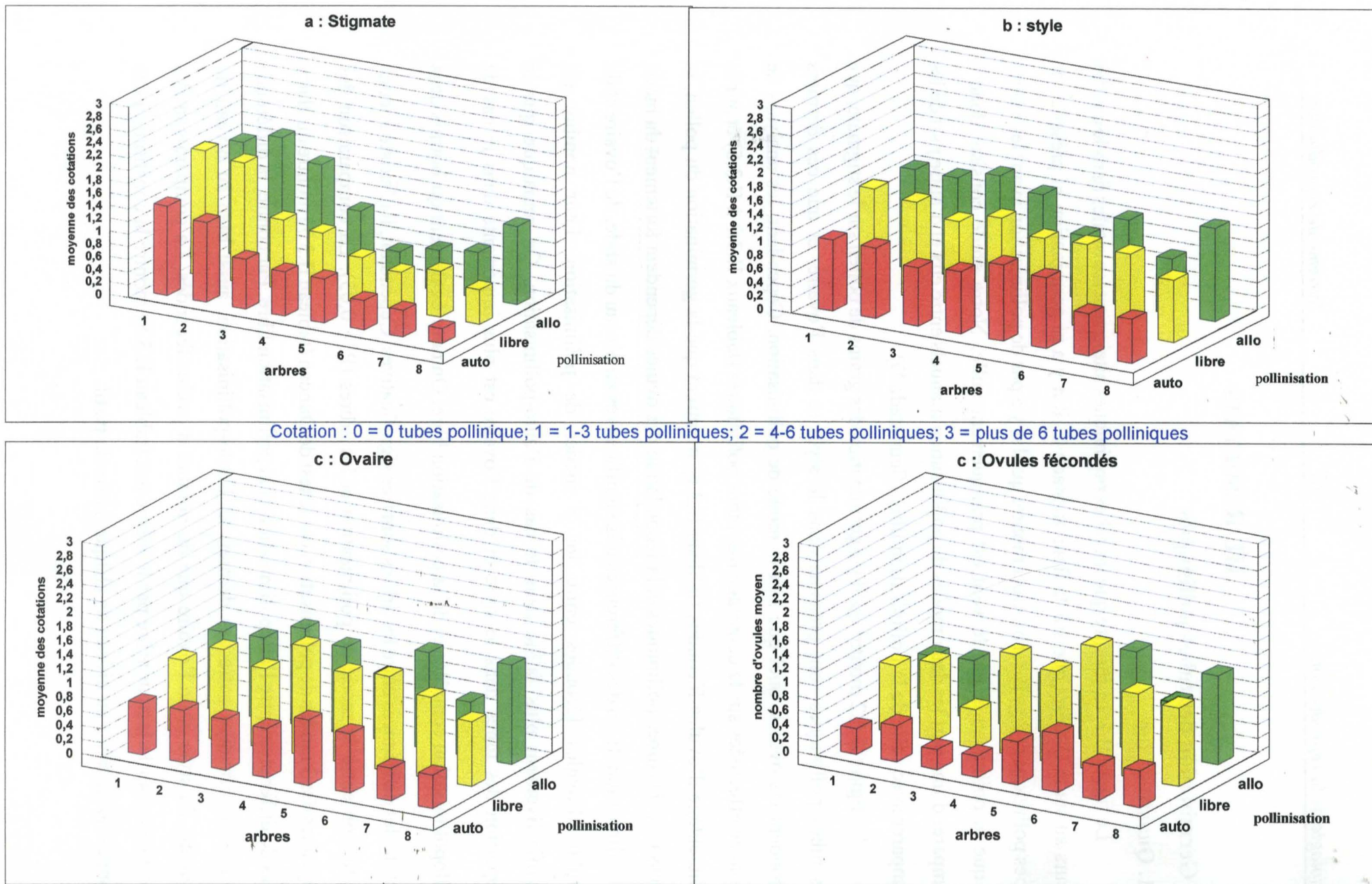


Fig II.3.2 : Nombre de grain de pollen germés sur le stigmate (a); quantité de tubes polliniques dans le style (b) et dans l'ovaire (c); et nombre d'ovules fécondés (d)



Tableau II.3.3 : Analyse de variance sur la germination des tubes polliniques sur le stigmate

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	22.450513	11.225256	15.06	0.0001 ***
Arbre	7	91.390260	13.055751	17.52	0.0001 ***
Pollin*Arbre	14	15.684595	1.120328	1.50	0.1048 NS

Tableau II.3.4 : Analyse de variance sur le nombre de tubes polliniques dans le style

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	19.109246	9.554623	12.62	0.0001 ***
Arbre	7	16.282033	2.326005	3.07	0.0034 **
Pollin*arbre	14	12.272344	0.876596	1.16	0.3040 NS

Tableau II.3.5 : Analyse de variance de le nombre de tubes polliniques dans l'ovaire

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	34.366993	17.183496	21.06	0.0001 ***
Arbre	7	9.618325	1.374046	1.68	0.1099 NS
Pollin*arbre	14	12.660478	0.904320	1.11	0.3465 NS

Tableau II.3.6 : Analyse de variance sur le nombre d'ovules fécondés dans l'ovaire

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	49.212875	24.606437	17.27	0.0001 ***
Arbre	7	36.980488	5.282927	3.71	0.0006 ***
Pollin*arbre	14	13.366684	0.954763	0.67	0.8046 NS

Tableau II.3.7 : Comparaison des moyennes des modes de pollinisation

Stigmate		Style		Ovaire		Ovules Fécondés	
Poll.	moyenne	Poll.	moyenne	Poll.	moyenne	Poll.	moyenne
1	1.39423a	1	1.29839a	3	1.21992a	3	1.1909a
3	1.33838a	3	1.27615a	1	1.16807a	1	0.9042a
2	0.89941b	2	0.92940b	2	0.70792b	2	0.5050b

NB : les traitements portant les mêmes lettres ne sont pas significativement différents (Duncan 5%).

1= Allopollinisation ; 2 = Autopollinisation ; 3 = Pollinisation libre

Tableau II.3.8 : Comparaison des moyennes des cotations pour le facteur arbre.

Stigmate		Style		Ovaire		Ovules fécondés	
Arbre	Moyenne	Arbre	Moyenne	Arbre	Moyenne	Arbre	Moyenne
1	1.7976a	1	1.3929a	6	1.2069a	6	1.4253a
2	1.7604a	2	1.3299ba	4	1.1474a	8	1.0159b
3	1.3333b	4	1.2581bca	2	1.1042ba	7	0.8621cb
4	1.1316cb	3	1.2273bca	3	1.0795ba	5	0.8608cb
8	0.8627cd	6	1.1724bdca	5	1.0380ba	4	0.8526cb
6	0.8421cd	5	1.0759bdc	1	0.9884ba	2	0.8469cb
5	0.8197cd	8	1.0000dc	8	0.9683ba	1	0.7442cb
7	0.7639d	7	0.8966d	7	0.8276b	3	0.5341c

NB : les traitements portant les mêmes lettres ne sont pas significativement différents (Duncan 5%).



## 1.2. Progression des tubes polliniques

La figure II.3.3 illustre respectivement la germination des grains de pollen sur le stigmate, la croissance des tubes polliniques dans le style et dans l'ovaire dans le cas de l'auto-pollinisation (a), de la pollinisation libre (b) et de l'allopollinisation (c).

De haut en bas on note :

- 1) en auto-pollinisation, seuls quelques grains de pollen germent sur le stigmate et les tubes polliniques traversent le style pour atteindre l'ovaire ;
- 2) pour la pollinisation libre, on note une bonne germination des grains de pollen sur le stigmate, un grand nombre de tubes polliniques traversent le style, et une bonne partie de ces tubes polliniques atteignent l'ovaire ;
- 3) en allopollinisation on a également une bonne germination des tubes polliniques sur le stigmate, une bonne croissance des tubes polliniques à travers le style et dans l'ovaire.

Le suivi de l'évolution des tubes polliniques dans chacun des 3 modes de pollinisation montre que leur comportement dans l'ovaire est le fait le plus marquant. A ce niveau nous avons observé 3 cas ;

- les tubes polliniques pénètrent les ovules et assurent la fécondation ;
- les tubes polliniques arrivent dans l'ovaire sans atteindre les ovules ;
- les tubes arrivent au niveau des ovules et ne peuvent y pénétrer.

L'observation de la Fig.II.3.4, qui illustre le comportement des tubes polliniques à l'approche des ovules dans le cas des 3 modes de pollinisation, permet de faire le constat suivant :

- En pollinisation libre (Fig. II.3.4a) et allopollinisation (Fig. II.3.4c) : les tubes polliniques se dirigent vers les ovules en intensifiant leur callose au fur et à mesure qu'ils s'approchent. La pénétration des ovules se fait verticalement par rapport au point de contact.
- En auto-pollinisation, une fois dans l'ovaire on observe trois situations :
  - \* les tubes polliniques sont présents dans l'ovaire mais aucun ovule n'est fécondé ;
  - \* quelques ovules sont fécondés par les tubes polliniques ;
  - \* les tubes polliniques se dirigent vers les ovules mais il se forme aussitôt un coude qui traduit un rejet fait par ces derniers (Fig. II.3.4b).

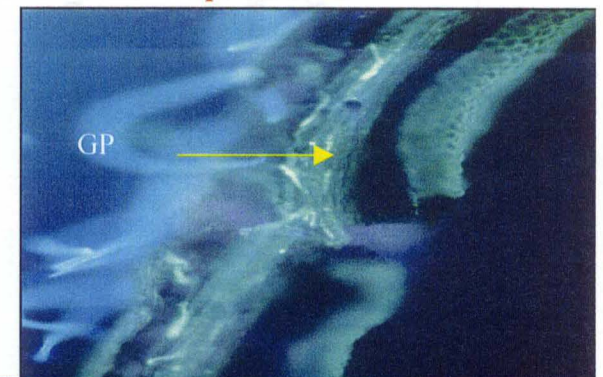
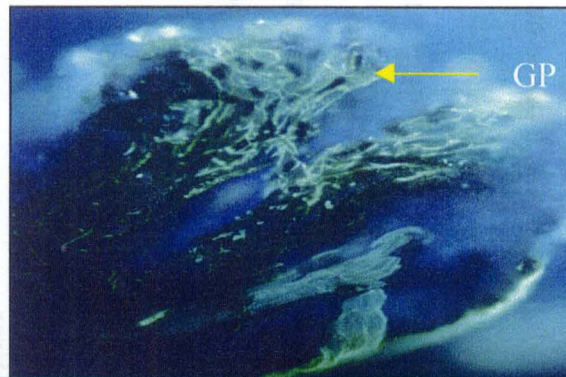
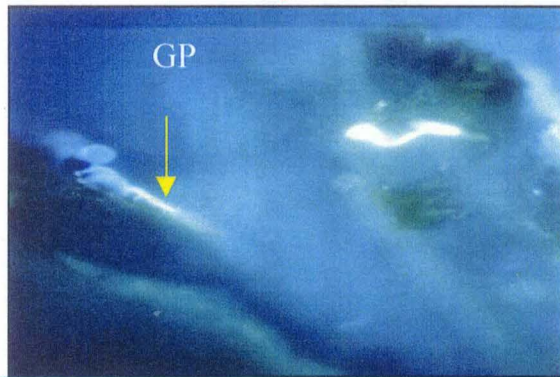


**Stigmate**

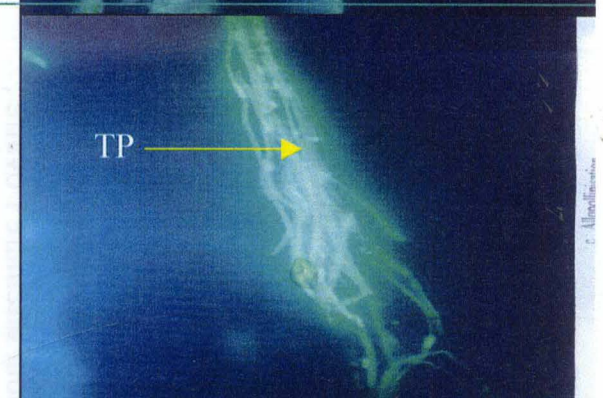
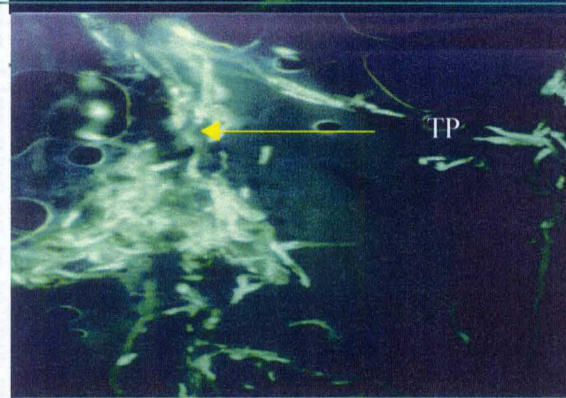
**a: Autopollinisation**

**b: Pollinisation libre**

**c: Allopollinisation**



**Style**



**Ovaire**

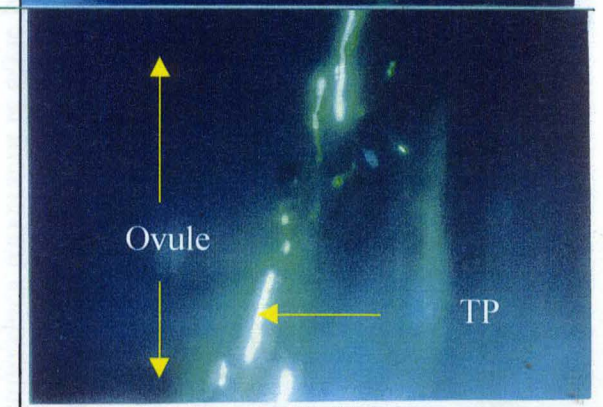
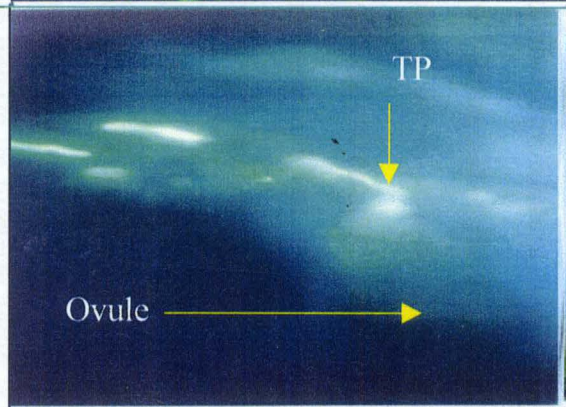
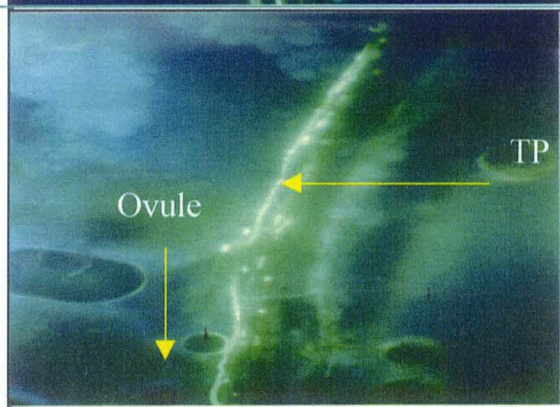


Fig. II.3.3: De haut en bas, germination du pollen sur le stigmate, croissance des tubes polliniques dans le style et dans l'ovaire : de gauche à droite, (a) autopollinisation (b), pollinisation libre, et (c) allopollinisation (X400) GP =germination du pollen ; TP = tube pollinique



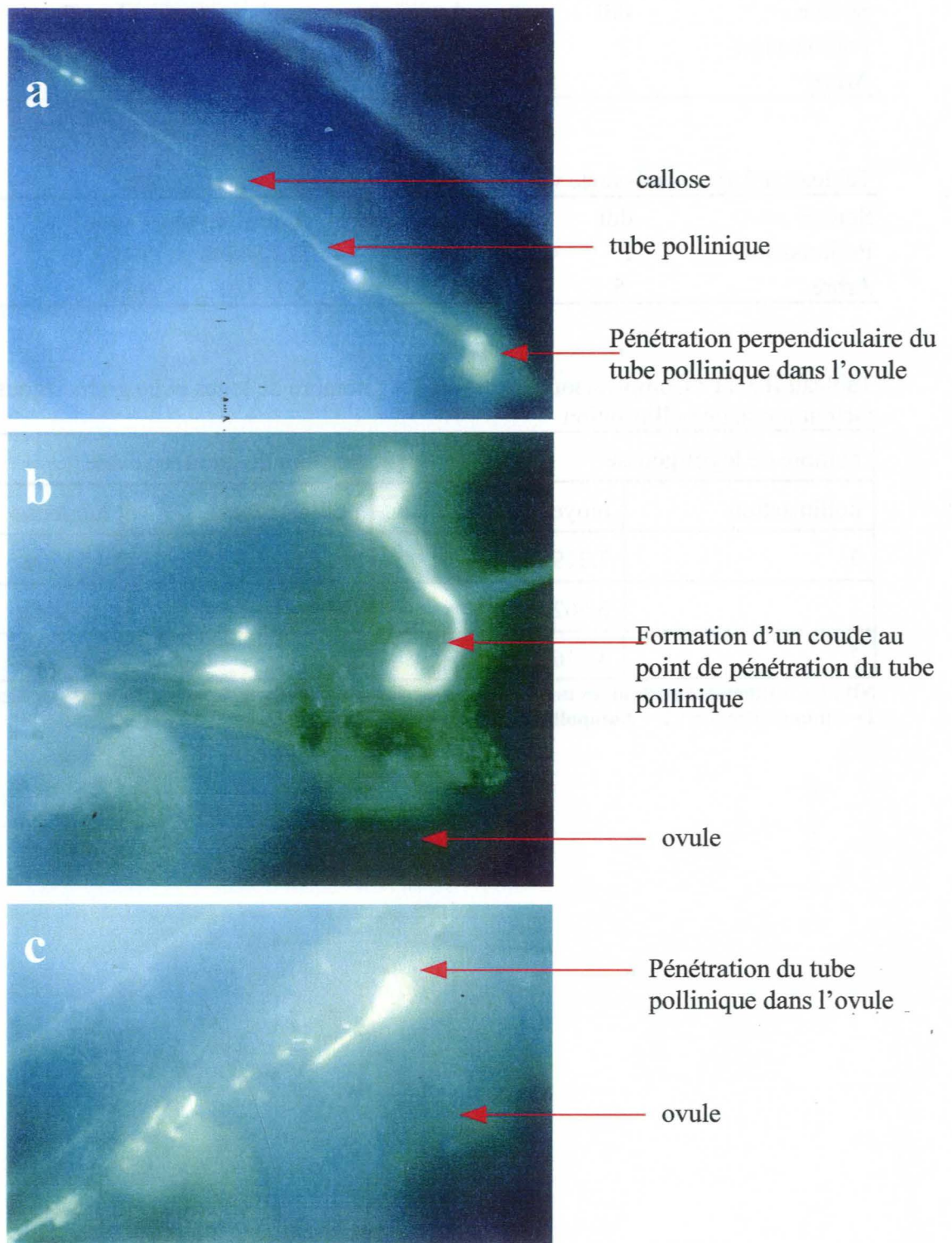


Fig. II.3.4: Comportement des tubes polliniques dans l'ovaire en allopolinisation (a), autopolinisation (b) et pollinisation libre (c) (X400)

Tableau II.3.9 : Analyse de variance sur le nombre de loges/gousse

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	339.55196	169.77598	36.49	0.0001***
Arbre	5	5.68965	1.13793	0.24	0.9422NS

Tableau II.3.10 : Analyse de variance sur le nombre de graines /gousse

Source	ddl	somme des carrés	carrés moyens	valeur F	Proba P>F
Pollinisation	2	447.09696	223.54848	37.03	0.0001***
Arbre	5	25.59400	5.11880	0.85	0.5171NS

Tableau II.3.11 : Comparaison des moyennes : nombre de loges et de graines/gousse Pour le facteur mode de pollinisation.

nombre de loges/gousse		nombre de graines/gousse	
pollinisation	moyenne	pollinisation	moyenne
3	7.2198 <b>a</b>	3	4.9670 <b>a</b>
1	6.6627 <b>a</b>	1	4.8916 <b>a</b>
2	4.0769 <b>b</b>	2	1.5769 <b>b</b>

NB : les traitements portant les mêmes lettres ne sont pas significativement différents (Duncan 5%).

1= Allopollinisation ; 2 = Autopollinisation ; 3 = Pollinisation libre



## **2. Production de gousses et de graines/gousse**

L'analyse de variance montre que pour chacune des trois variables (fruits, loges et graine), le facteur mode de pollinisation est hautement significatif ( $P < 0,001$ ). Cependant il n'y a aucun effet arbre. Dans les tableaux II.3.9 et II.3.10 sont inscrits respectivement les analyses de variance sur le nombre de loges/gousse et le nombre de graines/gousse. La comparaison des moyennes pour les trois modes de pollinisation (tableau II.3.11) montre une situation analogue à celle observée sur la quantité de tubes polliniques: d'un côté l'allopollinisation et la pollinisation libre se regroupent et de l'autre se trouve l'auto-pollinisation. Sur les figures II.3.5a à II.3.5c, on note une nette différence entre l'auto-pollinisation et les deux autres modes de pollinisation (allopollinisation et pollinisation libre). La figure II.3.5d montre qu'il y a beaucoup de fleurs qui ne donnent pas de fruit. Les pertes en fleurs sont toutefois plus importantes en auto-pollinisation. Cependant, il n'y a pas de différence entre l'allopollinisation et la pollinisation libre sur le nombre de fleurs avortées.

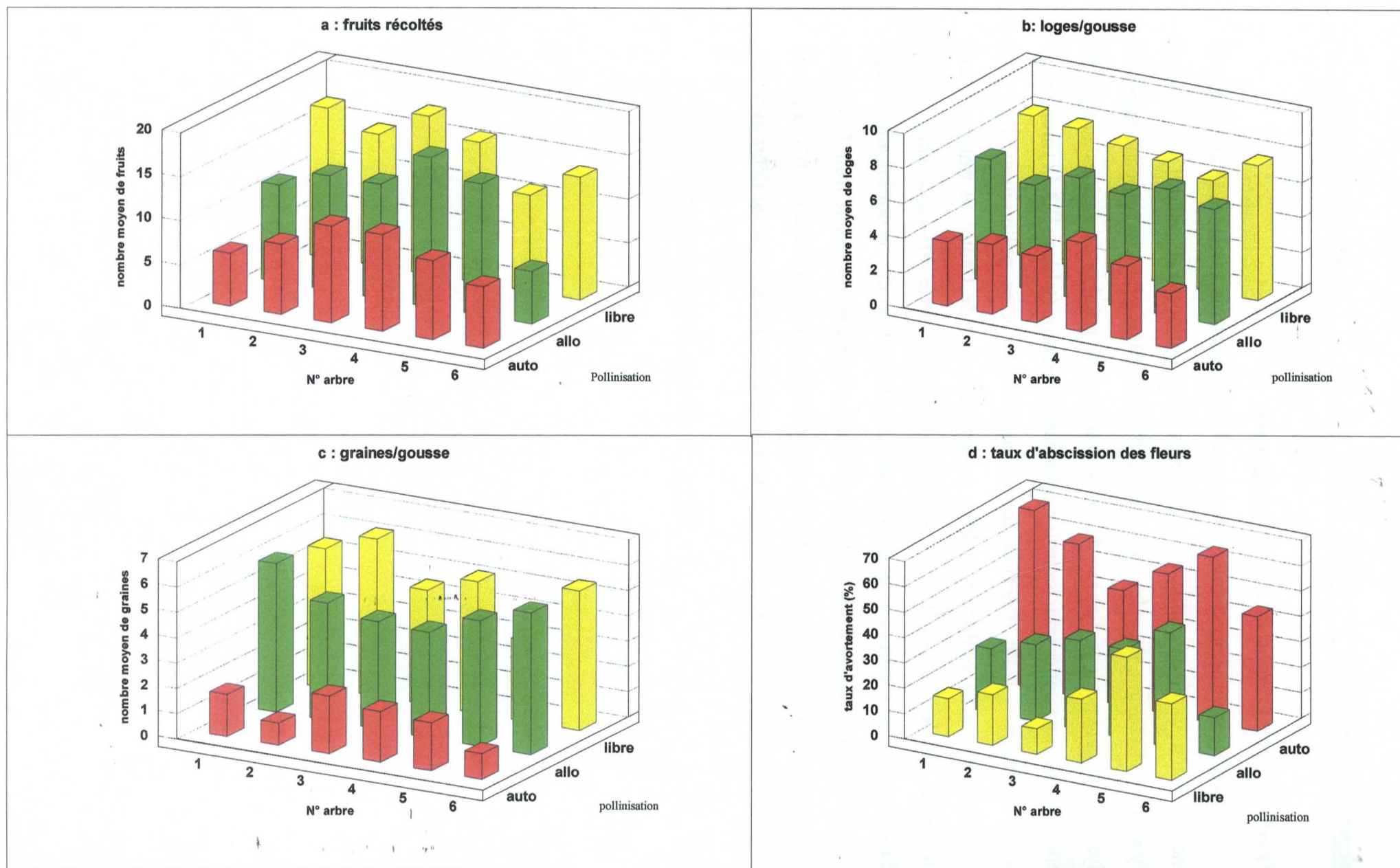


Fig. II.3.5 : Effet du mode de pollinisation sur la formation des fruits (a) ; de loges/gousse (b); de graines/gousse (c); et du taux d'abscission des fleurs (d).



#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

La germination, la croissance des tubes polliniques et la difficulté de fécondation des ovules dans le cas de l'autopollen montrent que chez le tamarinier, il existe une auto-incompatibilité pré-zygotique, mais que celle-ci est partielle. Elle se manifeste dans un premier temps sur le stigmate, puis dans le style et ensuite dans l'ovaire. Cette incompatibilité est plus forte lorsque les tubes polliniques atteignent les ovules où on observe leur rejet par les ovules. Ceci met en évidence une incompatibilité qui serait sans doute d'ordre gamétique. SHIVANNA et OWENS (1987) ont rapporté que l'auto-incompatibilité d'ordre gamétique observée chez certaines plantes cultivées est gouvernée par de multiples allèles sur un locus. Cette auto-incompatibilité pré-zygotique a également été mise en évidence par HOSSAERT (1988) chez *Lathyrus sylvestris*. SEAVEY et BAWA (1986) ont décrit cette incompatibilité gamétophytique pré-zygotique comme un mécanisme d'auto-incompatibilité retardée. On note qu'il y a également des avortements post-zygotiques, dans nos expériences ce qui est mis en évidence par la différence entre le nombre de loges et le nombre de graines formées. Ceux-ci sont plus marqués dans le cas de l'auto-pollinisation, ce qui montre que les pertes de graines en cours de formation sont dues en partie à une dépression de consanguinité. Cependant, le fait qu'un petit nombre d'ovules est fécondé et qu'il y a production de graines en auto-pollinisation permet de dire que l'incompatibilité post-zygotique n'est que partielle. Elle traduit la stratégie adoptée par ces espèces pour survivre dans des conditions extrêmes d'enclavement. En d'autres termes mieux vaut produire des descendants apparentés dans l'espoir que quelques-uns survivront plutôt que de disparaître sans perpétuer ses gènes. L'avortement des graines en cours de formation quel que soit le mode de pollinisation montre que les pertes ne seraient pas seulement imputables à l'auto-incompatibilité mais seraient probablement la résultante d'un ensemble de facteurs parmi lesquels on peut citer la limitation des ressources. A ce sujet, HOSSAERT (1988) a montré qu'en cas de limitation de ressources ce sont les tubes polliniques issus d'allopollinisation (génétiquement supérieurs) qui sont favorisés lors du tri par la femelle. Nos observations confirment les travaux de BAWA et BUCKLEY (1989) qui notaient chez les légumineuses une production faible de graines.

Puisqu'il n'y a pas de différence entre l'allopollinisation croisée et la pollinisation libre nous pouvons dire que le pollen n'est pas limitant au sein de notre population d'étude. Ce qui n'a pas été le cas dans la population qui a servi d'étude à NAGARAJAN *et al.* (1997) qui trouvaient que le flux de pollen était limitant dans la production de graines. La différence entre ces deux résultats s'explique du fait que notre population se trouve en habitat naturel où interviennent plusieurs espèces de pollinisateurs alors que dans le verger où NAGARAJAN *et al.* (1997) ont mené leur expérimentation, le seul pollinisateur présent est *Apis mellifera*. Or par son comportement, celui-ci s'est révélé être un mauvais pollinisateur à cause de la forte dissémination de l'autopollen.

De cette étude, il ressort en conclusion que *Tamarindus indica* est une espèce préférentiellement allogame. Après une auto-pollinisation, un ensemble de processus tendent à limiter la formation de graine. Cette espèce présente une auto-incompatibilité partielle qui se manifeste à différents niveaux. Sur le stigmate, il y a une faible germination de l'autopollen. Une partie du pollen ayant germé n'atteint pas le style. Au niveau du style, une grande partie des tubes polliniques issue de l'auto-pollinisation est bloquée. La plus grande partie de cette auto-incompatibilité s'observe au niveau de l'ovaire. Il y a un rejet des tubes polliniques par les ovules qui se traduit par la formation d'un coude ou d'une spirale au point de contact. Cependant, cette auto-incompatibilité n'est que partielle. On constate un fort taux d'avortement des graines quel que soit le mode de pollinisation, mais qui est nettement plus élevé dans le cas de l'auto-pollinisation. Ceci permet de dire d'une part, qu'il existe une auto-incompatibilité post-zygotique et d'autre part, que d'autres facteurs non liés au mode de pollinisation, interviennent aussi bien dans l'évolution des tubes polliniques jusqu'au niveau de l'ovaire qu'après la fécondation des ovules.



**TROISIEME PARTIE :**  
**ORGANISATION DE LA VARIABILITE GENETIQUE**

Les ressources génétiques sont caractérisées par des caractères morphologiques et agronomiques. Cependant quelques auteurs ont remis en cause une telle approche de l'évaluation de la diversité génétique (GOTTLIEB, 1977 ; BROWN, 1979). En effet l'organisation de la variabilité génétique est trop complexe (CHALMERS et *al.*, 1992) pour être ramenée exclusivement à une évaluation agro-morphologique. La différence inter-population observée en utilisant les caractères phénotypiques fait intervenir deux facteurs: le génotype et l'environnement. De ce fait évaluer la variabilité génétique par des marqueurs morphologiques ne permet que d'estimer la part due à la génétique. Les marqueurs neutres se révèlent être des outils complémentaires aux caractères morphologiques pour bien discriminer les individus sur le plan génétique. De nombreuses techniques basées sur l'électrophorèse de protéines ou d'ADN permettent aujourd'hui la caractérisation génétique des populations animales et végétales.

Le marquage des protéines, qui a été longtemps utilisé chez les végétaux, a permis d'obtenir des résultats intéressants. En s'appuyant sur les résultats obtenus par plusieurs chercheurs CHEVALLIER (1998) rappelle deux faits importants chez les arbres forestiers :

- leur diversité génétique est en général plus importante que celle d'autres types de plantes, aussi bien au niveau intra-population qu'entre les populations.
- les plantes supérieures sont en moyenne polymorphes à 51,3 % de leur loci isoenzymatiques avec une variabilité intra-spécifique de 0,15.

Cependant le taux de polymorphisme peut varier d'une région géographique à une autre. C'est ainsi que les travaux de CHEVALLIER (1998) sur *Acacia senegal* et ceux de JOLY et *al.* (1992) sur *Faidherbia albida* ont montré que le taux de polymorphisme et la diversité génétique sont plus faibles dans les populations de l'Afrique de l'Est que dans celles de l'Afrique de l'Ouest. CHAMBERLAIN (1998) en utilisant ces marqueurs isoenzymatiques a montré qu'il y a une forte variabilité intra-spécifique chez *Calliandra calothyrsus* (légumineuses). Malgré la fiabilité de l'information génétique, KEIL et GRIFFIN (1994) soulignent que la caractérisation génétique des populations d'arbres par les isoenzymes montre quelques difficultés car l'expression des isoenzymes peut être affectée par les conditions environnementales, le tissu utilisé et le stade de développement de la plante. De plus le nombre



de loci analysés par cette méthode est limité et la discrimination des différents génotypes n'est pas toujours possible (SANTI et LEMOINE, 1990 ; TOBOLSKI et KEMERY, 1992).

Aujourd'hui l'électrophorèse de l'ADN, suite à son amplification par la technique PCR (Polymerase Chain Reaction), a révolutionné la caractérisation génétique et a permis de pallier à certaines insuffisances des marqueurs protéiques. De nombreuses techniques de marquage moléculaire de l'ADN sont disponibles. Leur utilisation dépend de l'objectif de l'étude. SANTONI *et al.* (2000) notent que pour étudier la diversité génétique qui porte sur la structure et la différenciation on peut utiliser deux types de marqueurs :

\* Les marqueurs co dominants

Ces marqueurs permettent de définir le génotype de chaque individu analysé, ils visent à révéler du polymorphisme dans ou au voisinage d'une séquence particulière. Le choix de l'un d'entre eux dépend du niveau de polymorphisme attendu du matériel analysé.

RFLP : Polymorphisme de longueur des fragments de restriction (BOSTEIN *et al.*, 1980)

STS : Séquence locus spécifique (OLSON *et al.*, 1989) ;

CAPS : Digestion de produit d'amplification ;

SSCP : Polymorphisme de conformation des simples brins. (ORITA *et al.*, 1989) ;

SSR : Microsatellites.

\* Les marqueurs dominants

Ces marqueurs permettent de caractériser les individus par la présence ou l'absence d'un fragment d'ADN ; ils ne permettent pas de préciser, pour la présence du fragment si l'individu est homozygote ou hétérozygote.

Les marqueurs dominants ne ciblent pas une région donnée du génome déterminée à l'avance, mais révèle simultanément une dizaine à une centaine de locus ; ils sont donc assez bien adaptés à l'étude de la diversité génétique. On peut aussi en une seule expérience, caractériser sans ambiguïté un génotype.

RAPD : DNA polymorphe amplifié au hasard (WILLIAMS *et al.*, 1990) ;

AFLP : Polymorphisme de longueur des fragments d'amplification (ZABEAU et VOS, 1993).

IMA : Amplification intermicrosatellites.

Il convient de souligner toutefois que les approches phénotypique, protéique et moléculaire sont complémentaires pour la gestion durable des ressources phytogénétiques afin de prendre en considération l'organisation de la diversité génétique due à l'histoire des population et celle liée à une adaptation locale. De ce fait, l'évaluation de la diversité génétique chez le tamarinier portera sur deux approches utilisant la variabilité des caractères morphologiques et la variabilité génétique révélée par les marqueurs RAPD.



## **CHAPITRE I : ETUDE DES CARACTERES ADAPTATIFS**

## I. INTRODUCTION

L'intérêt d'étudier les caractères adaptatifs est que par suite de l'isolement géographique, les arbres de chaque population ont acquis au cours des générations successives des caractéristiques morphologiques adaptées en réponse à des conditions écologiques spécifiques. HEBERT et VINCOURT (1985) ont noté que le phénotype observé est souvent le reflet de l'influence du milieu qui au cours du temps a agit sur le génotype pour le rendre plus adapté à son environnement. Cette interaction entre le génotype et son milieu est considérée par certains auteurs comme une fonction linéaire de l'environnement (FINLAY et WILKINSON, 1963 ; WRICKE 1962; EBERHART et RUSSEL, 1966 ; SHUKLA, 1972).

DOLIGEZ (1996) note que les caractères quantitatifs, soumis ou non à la sélection ont fait l'objet d'étude chez beaucoup d'espèces tropicales d'intérêt économique utilisées en plantation dans les zones humides (*Tectona grandis*, *Pinus caribea*, *Hevea brasiliensis*). De plus, les travaux de KWESIGA et MAGHENBE (1991) sur *Gliricidia sepium*, de HODGE et DVORAK (1999) sur *Pinus tecunumaii* et de HERTEL et SCHNECK (1999) sur *Pinus silvestris* ont montré une forte variabilité de caractères morphologiques en fonction de l'aire d'origine des semences.

La recherche forestière en zones sahélienne et soudanienne s'est consacré avant tout à l'introduction d'espèces exotiques à croissance rapide et, dans une moindre mesure, à des études de comportement sylvicole des espèces locales. A partir de 1989, dans les pays du CILSS (Comité Inter-état de Lutte contre la Sécheresse au Sahel), la réorientation de la recherche sur les forêts a permis de mettre en place des essais comparatifs de provenances de plusieurs espèces locales d'intérêt économique. Les premiers résultats obtenus par BILLAND et DE FRAMOND (1990) et par BILLAND et DIALLO (1991) sur la croissance et le taux de survie des provenances de diverses espèces d'*Acacia* dénotent une grande variabilité de comportement en fonction de leur aire d'origine. Chez *Faidherbia albida* les origines de l'Afrique orientale et australe ont une croissance juvénile supérieure à celles de l'Afrique de l'Ouest mais elles disparaissent de façon quasi totale des dispositifs de terrain dès la deuxième saison sèche. L'observation du système racinaire par VANDENBELT (1991) et BILLAND et



DIALLO (1991) a permis de montrer que les provenances ouest africaines investissent plus dans le développement des racines alors que celles de l'Afrique australe et orientale privilégient le système aérien. Le faible développement des racines des populations ne permettant pas d'atteindre les nappes phréatiques profondes (nécessaire en saison sèche), ces provenances disparaissent dès la deuxième saison sèche. Des études faites sur *Ziziphus mauritiana* par DAO (1993) ont mis en évidence une grande variabilité morphologique, phénologique et de la production fruitière entre les provenances locales et exotiques.

On connaît peu de choses sur la variabilité génétique chez le tamarinier (EL-SIDDIG et LÜDDERS, 1999). On peut alors s'attendre à une différenciation génétique au sein de différentes provenances soumises à des conditions écologiques variées. Dans l'étude comparée de provenances de tamarinier, on peut se poser trois questions :

1. les populations sont-elles morphologiquement différentes suivant l'origine géographique ?
2. quels sont les caractères agro-morphologiques qui discriminent mieux les populations ?
3. quelles sont les corrélations phénotypiques observées ?

Tableau III.1.1 : Caractéristiques géoclimatiques des deux sites d'étude

Station	Altitude (m)	Profondeur de la nappe	Latitude/ Longitude	Type de climat	Végétation	Sols	Pluviométrie	Indice d'Aubréville
Dindéresso	339	peu profonde	11°14 N/ 4°26 W	soudanien	Savane boisée avec des îlots de forêts galeries	Ferrugineux tropicaux, profonds avec des horizons pédologiques bien individualisés	965 mm/an 81 j de pluie/an	-5 mois pluvieux -2 intersaisons d'un mois chacune -5 mois sec
Gonsé	315	profonde	14° 06 N/ 4°26 W	Soudano- Sahélien	Savane arbustive	Ferrugineux tropicaux, lessivés, peu profonds avec une dalle latéritique affleurante	705 mm/an 62 jours de pluie/an	-4 mois pluvieux -2 inter- saisons d'un mois chacunes -6 mois secs



## **II. MATÉRIEL ET MÉTHODES**

### **1. Site et matériel d'étude**

#### **1.1 Site d'étude**

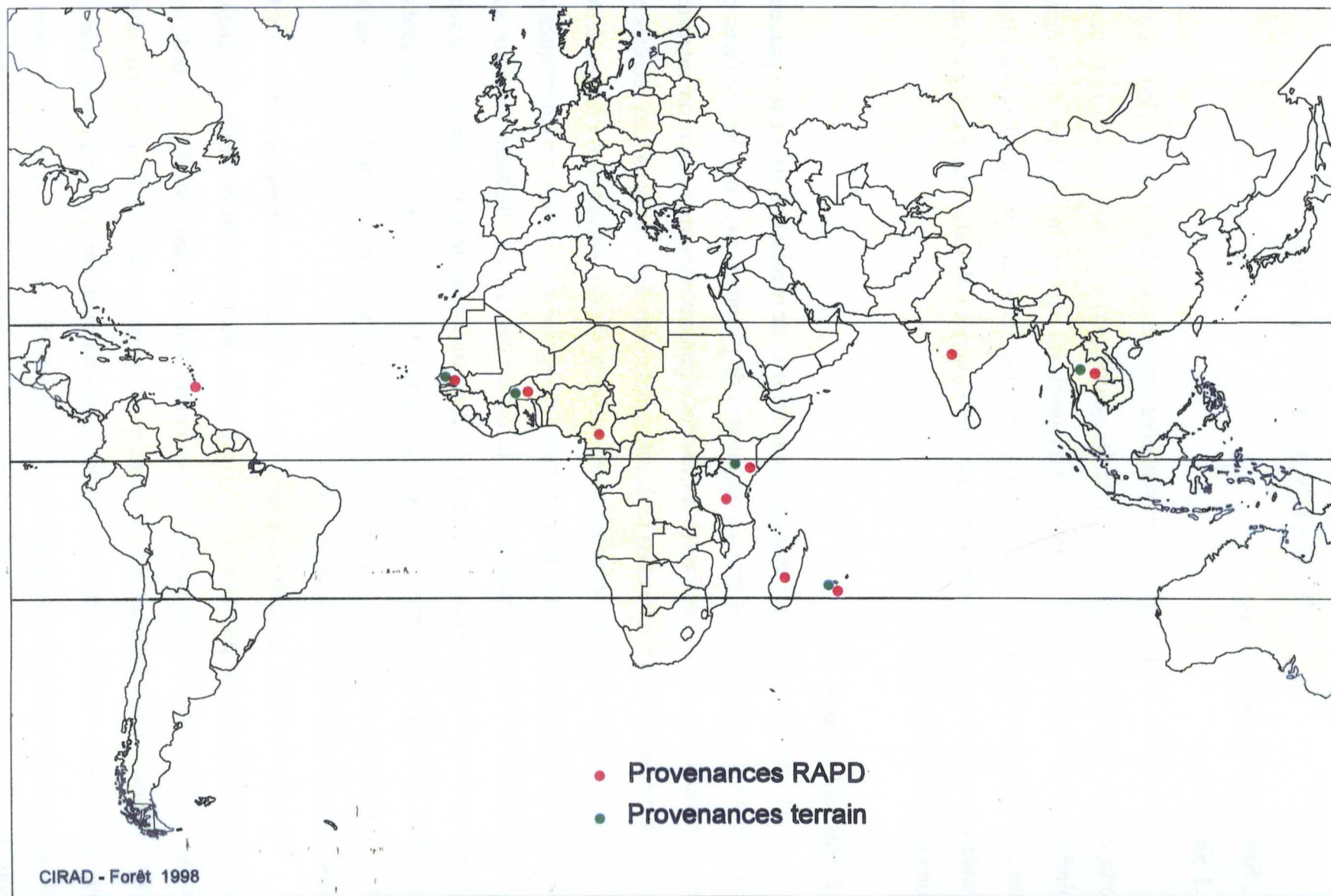
Deux essais comparatifs de provenances ont été installés en juillet 1990, l'un dans la forêt classée de Gonsé (25 km à l'est de Ouagadougou) et l'autre dans la forêt classée de Dindéresso (17 km à l'ouest de Bobo Dioulasso). En suivant le découpage écologique du Burkina fait par GUINKO (1984), Gonsé est situé dans la zone soudano-sahélienne et Dindéresso en zone soudanienne. Les caractéristiques géo-climatiques de ces deux sites sont données dans le tableau III.1.1.

#### **1.2 Matériel végétal**

La Figure III.1.1 donne l'emplacement des sites de récolte des différentes provenances comparées sur le terrain. Les graines originaires de plusieurs pays ont été récoltées par les centres nationaux de semences forestières, par des organismes internationaux qui interviennent en foresterie ou par les structures de recherche implantées dans ces pays. Les récoltes ont été effectuées par descendance séparée ou en mélange (bulk), suivant des normes de récolte définies dans chaque pays et dont les principes de base restent plus ou moins identiques. Ainsi, pour que l'échantillon soit représentatif, la récolte se fait de manière aléatoire sur des semenciers distants d'au moins 100 mètres. Le choix tient compte également de l'état sanitaire des arbres. Le nombre de semenciers par population est au moins égal à 25 arbres quand cela est possible. Dans notre étude, seuls les lots constitués d'un minimum de 15 individus ont été utilisés dans les différents tests comparatifs.

En février 1990, les plantules de 13 lots de semences ont été plantées sous forme d'essais comparatifs de provenances. En pépinière, les provenances Pamène (Sénégal) et Awraja (Singapour) n'ont pas germé et de ce fait ne font pas partie des dispositifs de terrain. Les provenances Daga Sanghay et Thaïlande, qui n'ont pas produit suffisamment de plantules pour permettre un essai bi-stationnel, ont été testées uniquement sur la station de Gonsé. Les deux essais de provenances Gonsé 1990 et Dindéresso 1990 comparent respectivement 11 et 9 lots de semences originaires de 5 pays (Gonsé) et de 4 pays (Dindéresso). La liste des provenances est présentée dans le tableau III.1.2. Les caractéristiques des sites de récolte sont inscrites dans le tableau III.1.3.

### Aires d'origine des provenances comparées



**Fig. III.1.1. : Localisation des sites de récoltes des provenances étudiées en essais comparatifs sur le terrain et au laboratoire.**



Tableau III.1.2 : Liste des provenances mises en comparaison sur les deux sites d'étude

pays	provenances	n° du lot	n° à Dindéresso	n° à Gonsé
BURKINA	Kodiena	CNSF 1048	1	1
	Diepbergou	CNSF 1045	2	2
	Manni	CNSF 995	3	3
	Nazinon	FAO/BKF/T11/90	4	4
SENEGAL	Daga-Sanghay	ISRA/DRPF/87/1802	-	5
	Pamène	ISRA/DRPF/90/2548	NG	NG
	Keur-Mactar	ISRA/DRPF/86/1460	6	6
KENYA	Gédé	KFR/407-013/88	7	7
	Kibwezi	KFR/407-013/88	8	8
	Kitui	KFR/407-013/88	9	9
REUNION	Forêt Domaniale	ONF/T13/90	5	10
SINGAPOUR	Awraja	CTFT/90/8966N	NG	NG
THAÏLANDE	Bangkok	T12	-	11

NG : graines n'ayant pas germé donc les provenances sont absentes des dispositifs de terrain

Tableau III.1.3 : Caractéristiques des sites de récolte

Provenances	Pays	Longitude/latitude (°)	Pluviosité (mm/an)	Altitude (m)
Kodiena	Burkina	5° N / 12° W	700	30
Diepbergou		15° N / 12° W	700	30
Nazinon		2° N / 12° 4 W	700	30
Manni		15° N / 12° W	700	30
Daga Sanghay	Sénégal	14° 19 N / 75° 5 E	350	50
Keur-Mactar		16° 11 N / 14° 02 E	750	6
Gédé	Kenya	0° 11 N / 36° 20 E	900	1700
Kibwezi		0° 10 N / 42° 12 E	800	20
Kitui		0° 11 S / 38° 25 E	800	428
Bangkok	Thaïlande	13° 45 N / 100° 35 E	1200	12
Forêt domaniale	Réunion	21° 15 S / 55° 23 E	790	30





a: Elevage des plantules en pépinière



b : Essai comparatif de provenances sur le terrain  
station de Dindéresso on observe une forte  
variabilité de taille dès le jeune âge.

Fig.III.1. 2 : Elevage des plantules en pépinière et comportement des plantes sur le terrain (essais Didéresso : 1994)



## **2. Méthodes**

### **2.1. Mise en place des semis et des plantations**

– Les graines sont traitées à l'acide sulfurique concentré à 60% pendant 5 minutes puis rincées à l'eau courante. Elles sont ensuite trempées dans l'eau pendant 24 heures. Les semis sont faits par poquet de deux graines, dans des sachets plastiques de 8 cm de diamètre et 25 cm de hauteur, remplis de terre prélevée au niveau de la pépinière de chaque site. Un démariage est effectué 45 jours après la levée pour ne laisser qu'une seule plantule par sachet. L'irrigation en pépinière est manuelle et a lieu deux fois par jour (tôt le matin et tard dans l'après midi), sauf en temps de pluie où aucun apport d'eau n'est effectué.

La préparation des parcelles expérimentales se fait en plusieurs étapes. Les arbres des formations naturelles ou des anciennes plantations expérimentales sont abattus à la hache et désouchés. On effectue ensuite un sous-solage suivi d'un labour à la charrue mécanique. Une trouaison manuelle de dimensions standards de 30 cm x 30 cm est faite après piquetage. Les trous sont ensuite rebouchés jusqu'à la plantation.

Les plantules élevées en pépinière pendant 3 mois (Fig. III.1.2a) ont été transplantées en plein champ, après une pluie de 37 mm à Gonsé et 42 mm à Dindéresso. Durant les deux premières années, les parcelles sont suivies et désherbées deux fois par an (au milieu et en fin de la saison des pluies), mais sans apport de fumure, ni d'eau. A partir de 1993, la parcelle de Dindéresso a été mise en culture par les paysans (sorgho et niébé). Le désherbage ne se fait plus alors qu'une fois par an (fin de la saison des pluies) (Fig. III.1.2b).

### **2.2. Dispositif expérimental**

Le dispositif expérimental est en blocs complets randomisés de type monoarbre (BCRM), avec 40 répétitions et un écartement de 4 m x 4 m. Dans ce type de dispositif, le traitement est représenté par un individu. Donc le nombre d'individus par bloc est égal au nombre de traitements (annexe III.1.1). Les traitements sont randomisés à l'intérieur des blocs qui eux, sont ordonnés à l'intérieur du dispositif. Un tel dispositif réduit la surface de l'essai par rapport aux dispositifs en placeaux. Le choix de ce dispositif se justifie par le fait que l'on cherche à évaluer la valeur individuelle des arbres et non la valeur en peuplement.

### **2.3. Paramètres mesurés**

Hormis celles de la Réunion arrivées plus tard, les graines des autres lots ont été pesées et mesurées. Leurs caractéristiques morphologiques (poids, longueur, largeur et épaisseur) ont été recueillies avant les semis. Dès l'âge de la pépinière (2-3 mois), les taux d'émergence ont été calculés après un comptage exhaustif. L'évaluation des populations sur le terrain au stade juvénile (avant l'âge de la reproduction) a été faite à partir des taux de survie et de la croissance juvénile. Ces deux paramètres ont été choisis du fait qu'en zone tropicale, les plantules sont le plus souvent victimes des feux de brousse et du broutage. Donc le succès d'une espèce auprès des sylviculteurs traditionnels est fortement lié à sa capacité à survivre dans les conditions locales et à sa vitesse de croissance au stade juvénile. Nous avons estimé le taux de survie après avoir décompté le nombre d'individus de chaque provenance, absents sur le terrain au moment des mesures de la vigueur. La hauteur de la partie aérienne et le diamètre à la base ont été mesurés. Les mesures sont effectuées une fois par an à la fin de la saison des pluies (de mi-novembre à mi-décembre), ce qui donne des mesures à l'âge de 6, 18, 30, 42 et 54 mois.

### **2.4. Analyse statistique des données**

#### ***2.4.1 Analyse sur les graines***

Une analyse de variance sur chaque caractère (longueur, largeur, épaisseur et poids) des graines a été réalisée.

#### ***2.4.2. Analyse sur les plantes***

Pour les essais en plantation, une analyse de variance année par année (1990 à 1995) a été faite sur chaque variable mesurée. Elle est faite suivant le modèle linéaire dans lequel on teste l'effet provenance sur la hauteur (HAU), le diamètre à la base (DIA) et sur les accroissements de chacune de ces deux variables. Dans ce modèle l'hétérogénéité du terrain est testée par les effets blocs. Cette méthode permet de faire un ajustement sur les effets blocs et fournit ainsi des F statistiques corrigés. Deux modèles ont été utilisés. Le premier prend en compte simultanément les deux sites d'étude et le second a permis de faire une analyse site par



site. Ainsi les deux modèles peuvent s'écrire :

- modèle par site

$$Y_{eij} = F + P_i + B_j + (BP)_{ji} + E_{ij}$$

$Y_{ij}$  = Valeur observée de l'arbre de la provenance  $i$  dans le bloc  $j$

$F$  = Moyenne générale de l'essai

$P_i$  = Effet de la provenance  $i$ ,  $i = \{1, 2, 3, \dots, 9\}$

$B_j$  = Effet du bloc  $j$ ,  $j = \{1, 2, 3, 4, 5, \dots, 40\}$

$(BP)_{ji}$  = Interaction Bloc x Provenance

$E_{eij}$  = Résidus non expliqués par le modèle

- modèle général

$$Y_{eij} = F + S_e + P_i + (SP)_{ei} + (B/S)_{ej} + E_{eij}$$

$Y_{eij}$  = Valeur observée de l'arbre de la provenance  $i$  dans le bloc  $j$  dans le site  $e$

$F$  = Moyenne générale de l'essai

$S_e$  = Effet du site  $e$ ,  $e = \{1, 2\}$

$P_i$  = Effet de la provenance  $i$ ,  $i = \{1, 2, 3, \dots, 9\}$

$(SP)_{ei}$  = Interaction Site x Provenance

$(B/S)_{ej}$  = Effet du bloc  $j$  dans le site  $e$   $j = \{1, 2, 3, 4, 5, \dots, 40\}$

$E_{eij}$  = Résidus non expliqué par le modèle

Le test de Newman et Keuls a permis de comparer les moyennes par provenance pour chaque variable mesurée et d'identifier ainsi les groupes homogènes.

#### 2.4.3. Analyse des corrélations phénotypiques

Une analyse multivariée en composantes principales (ACP) a permis d'analyser simultanément toutes les variables mesurées sur les graines et sur les jeunes plants.

Tableau III.1.4 : Comparaison de la dimension (moyenne de 60 graines) et du poids (100 graines) de 12 provenances.

n°	Noms des Provenances	n°	Longueur (mm) ***	n°	Largeur (mm) ***	n°	Epaisseur (mm) ***	n°	Poids /100 graines (g) ***
1	Kodiena (BF)	8	14,6a	8	11,1a	11	7,1a	12	80a
2	Diepbergou (BF)	12	14,4a	12	11,0a	10	7,1a	11	77,0a
3	Manni (BF)	10	14,3abc	7	10,6ab	9	6,5b	8	66,4b
4	Nazinon (BF)	11	13,9bc	10	10,3bc	8	6,5b	10	64,7b
5	Daga-Sanghay (Sn)	7	13,9bc	9	10,3bc	12	6,2b	1	57,0c
6	Keur-Mactar(Sn)	9	13,7c	11	10,0bc	5	5,7c	7	53,6d
7	Pamène (Sn)	1	12,3d	5	9,9c	7	5,6c	9	51,6d
8	Gédé (Kn)	5	11,9d	1	9,2d	6	5,6c	5	49,0d
9	Kibwezi (Kn)	4	11,1e	4	8,6d	4	5,6c	6	44,2e
10	Kitui (Kn)	6	10,8ef	6	8,5d	1	5,2cd	2	37,0e
11	Thaïlande	2	10,4fg	2	8,1de	3	5,1d	4	36,4e
12	Awraja (Sg)	3	10,1g	3	7,7e	2	4,9d	3	32,6ef

NB. Les provenances portant les mêmes lettres ne sont pas statistiquement différentes au seuil de 5% (Newman et keuls).

(Bf : Burkina ; Sn : Sénégal ; Kn: Kenya ; Et: Ethiopie ; Sg : Singapour).

\*\*\* = très hautement significatif (seuil de 1‰) ; \*\* = hautement significatif (seuil de 1%)



### **III. RÉSULTATS**

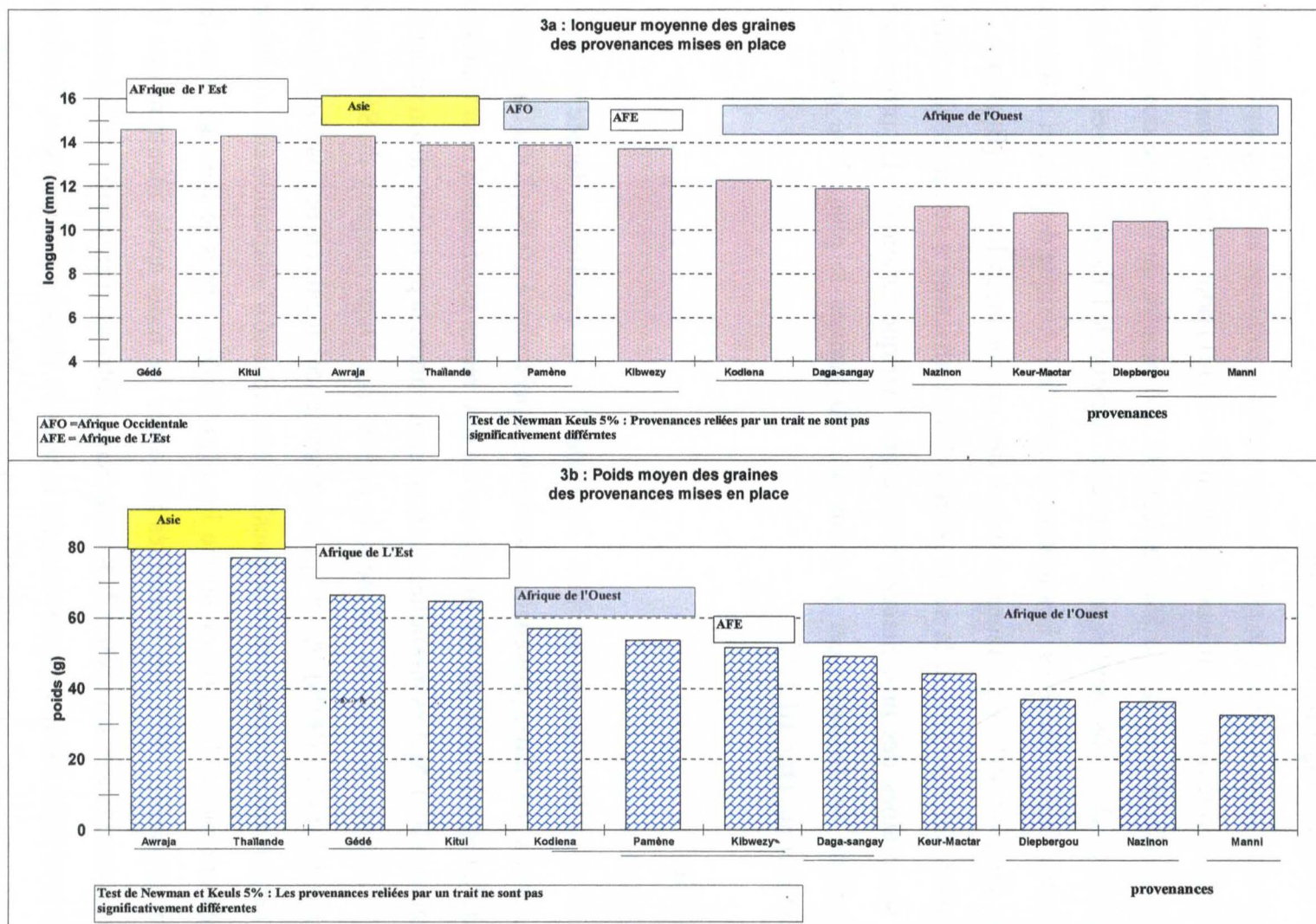
#### **1. Variabilité morphologique des graines**

L'analyse de variance effectuée pour chaque variable mesurée sur les graines montre un effet provenance hautement significatif (probabilité  $< 0,001$ ) pour toutes les variables. Le test de Newman et Keuls au seuil de 5% (tableau III.1.4) montre qu'il existe des groupes homogènes constitués d'un côté par les provenances d'Afrique de l'Est et d'Asie et de l'autre par les provenances Ouest africaines. Les graines venues de l'Afrique de l'Est et d'Asie ont des dimensions environ 40% supérieures à celles des provenances locales (Burkina). La provenance Pamène du Sénégal est la seule origine Ouest africaine à se rapprocher par la dimension de ses graines des provenances d'Asie et d'Afrique Orientale. La provenance Kodiena du Burkina se distingue par le poids de 100 graines le plus élevé parmi les provenances sahéliennes (fig. III.1.3).

#### **2. Taux de survie**

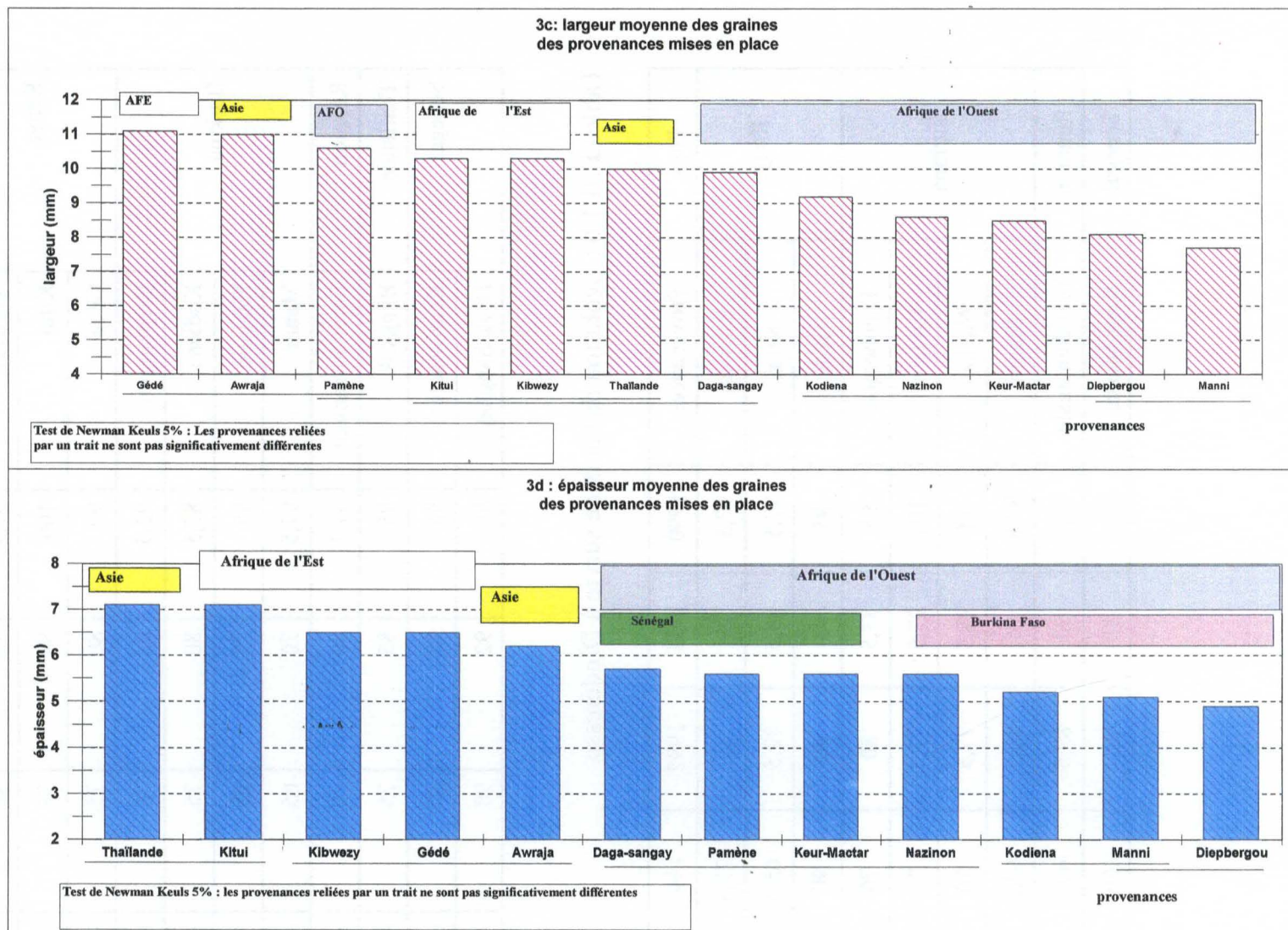
##### **2.1. Essai de Gonsé**

Dans cet essai les taux de survie à l'âge de 6 mois excellents, dénote la bonne installation des essais ; certaines provenances sont même présentes à 100% (Kitui du Kenya). Cependant jusqu'à l'âge de deux ans les taux de survie sont restés satisfaisants pour toutes les provenances (tableau III.1.5). Les mortalités ont commencé après la première saison sèche (18 mois après la plantation). A l'âge de 30 mois, la provenance Daga Sanghay du Sénégal est celle qui a le mieux survécu (90%). A cet âge les provenances locales n'ont pas montré une supériorité par rapport aux provenances exotiques sur leur capacité d'adaptation aux conditions du milieu. Elles ont même les taux de survie les plus faibles. Après le passage d'un feu involontaire en novembre 1993, les mortalités mesurées 12 mois après montrent que les provenances les plus affectées sont celles du Kenya (Kitui, Kibwezi) (mortalité  $> 50\%$ ) et celle de la Thaïlande (mortalité 48%). Les provenances locales du Burkina (Diepbergou, Kodiena, Nazinon et Mani) ont mieux survécu (mortalité  $< 30\%$ ). Parmi les provenances exotiques, ce sont celles du Kenya (Gédé), de la Réunion et de la Thaïlande qui ont supporté l'effet du feu.



**Fig. III.1.3a et III.1.3b : Comparaison de la longueur (3a) et du poids (3b) des graines des provenances étudiées**





**Fig. III.1.3c et III.1.3d : Comparaison de la largeur (3c) et de l'épaisseur (3d) des graines des provenances étudiées**

Tableau III.1.5 : Evolution des taux de survie à Gonsé

Pays	Provenances	1990	1991	1992	1993	1994
Kenya	Kibwezi	97,5	95	80	-	26,8
	Kitui	100	85	75	-	17,5
	Gédé	90	80	75	-	39,5
Burkina	Diepbergou	92,5	85	75	-	45
	Kodiena	87,5	80	75	-	55
	Nazinon	95	75	65	-	40
	Manni	97,5	70	65	-	50
Réunion	Forêt domaniale	97,5	80	70	-	37,5
Thaïlande	Bangkok	95	85	75	-	42,5
Sénégal	Keur-Mactar	95	90	85	-	37,5
	Daga-Sanghay	95	92	90	-	50

Tableau III.1.6 : Evolution des taux de survie à Dindéresso

Pays	Provenances	1990	1991	1992	1993	1994	1995
Kenya	Kibwezi	97,5	90	85	72,5	72,5	70
	Kitui	97,5	85,5	82,5	65,5	65,5	65
	Gédé	95	95	90	90	87,5	87,5
Burkina	Diepbergou	95	87,5	80	70	70	70
	Kodiena	100	97,5	77,5	75	75	75
	Nazinon	100	98,5	77,5	70	57,5	57
	Manni	97,6	95	80,5	63,5	60	57
Réunion	Forêt domaniale	97,4	90	89,5	69,7	62,5	62,5
Sénégal	Keur-Mactar	92,5	80	65	60	57,5	57



## **2.2. Essai Dindéresso**

La survie est excellente pour toutes les provenances 6 mois après la mise en place (tableau III.1.6). Après deux saisons sèches, les taux de survie sont toujours satisfaisants pour toutes les provenances (survie > 75%) sauf pour la provenance du Sénégal Keur-mactar (survie 65%). Les meilleures survies sont observées pour les provenances Gédé (90%), Kibwezi (85%) et Kitui (82,5%), toutes trois du Kenya, et la provenance de la Réunion (89,5%). Les provenances du Burkina Kodiena (75%) et Diepbergou (70%) montrent une survie intermédiaire. Cinquante quatre mois après la plantation la provenance Gédé du Kenya se distingue nettement par son fort taux de survie (près de 90%). Les provenances Manni (60%), Nazinon (57,5%) du Burkina et Keur-mactar du Sénégal (57,5%) sont celles qui enregistrent les plus fortes mortalités.

## **3. Croissance**

### **3.1. Essai Gonsé**

Les analyses de variance année par année (tableau III.1.7 à III.1.12) effectuées sur les accroissements en hauteur et en diamètre montrent que sur la station de Gonsé, les différences entre les provenances sur la hauteur ne sont pas significatives à l'âge de six mois. Elles sont significatives à partir de 18 mois et deviennent encore plus importantes à l'âge de 30 mois. Les provenances locales sont dominées en hauteur par les provenances étrangères, notamment les provenances Kitui et Gédé du Kenya. Après le passage du feu (novembre 1993), seule la provenance Kibwezi a conservé cet avantage, alors que la provenance Nazinon du Burkina est celle qui a eu la croissance la plus spectaculaire. Après le passage du feu, elle est la plus grande dans l'essai (fig. III.1.4). Au niveau de la croissance en diamètre une différence significative détache la provenance Kibwezi du Kenya par rapport aux autres provenances qui ne sont pas significativement différentes entre elles (Test de Newman et Keuls). Jusqu'à l'âge de deux ans, seule cette provenance présente une vigueur de croissance en diamètre très différente des autres provenances. Après le passage du feu, la différence entre la provenance Kibwezi et les autres provenances devient encore plus importante. La provenance Gédé du Kenya a la croissance en diamètre la plus faible (Fig. III.1.4b).

Tableau III.1.7 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Gonsé au cours de l'année 1 (1990-1991)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	1771.9348	221.4918	2.53	0.0113
BLOC	39	5743.5191	147.2697	1.68	0.0093

Tableau III.1.8 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Gonsé au cours de l'année 2 (1991-1992)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	7265.158	908.145	3.04	0.0027
BLOC	39	37097.934	951.229	3.19	0.0001

Tableau III.1.9 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Gonsé au cours de l'année 3 (1992-1993)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	7251.440	906.430	1.57	0.1339
BLOC	39	68042.260	1744.673	3.03	0.0001

Tableau III.1.10 : Analyse de variance sur les accroissements en diamètre à Gonsé au cours de l'année 1 (1990-1991)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	38.88703	4.86088	2.53	0.0114
BLOC	39	291.37706	7.47121	3.88	0.0001

Tableau III.1.11 : Analyse de variance sur les accroissements en diamètre à Gonsé au cours de l'année 2 (1991-1992)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	618.8945	77.3618	4.66	0.0001
BLOC	39	2835.8545	72.7142	4.38	0.0001

Tableau III.1.12 : Analyse de variance sur les accroissements en diamètre à Gonsé au cours de l'année 3 (1992-1993)

Source	ddl	Somme des carrés	Carré moyen	Valeur de F	Proba P >F
PRO	8	778.1586	97.2698	2.70	0.0074
BLOC	39	5112.4029	131.0873	3.64	0.0001



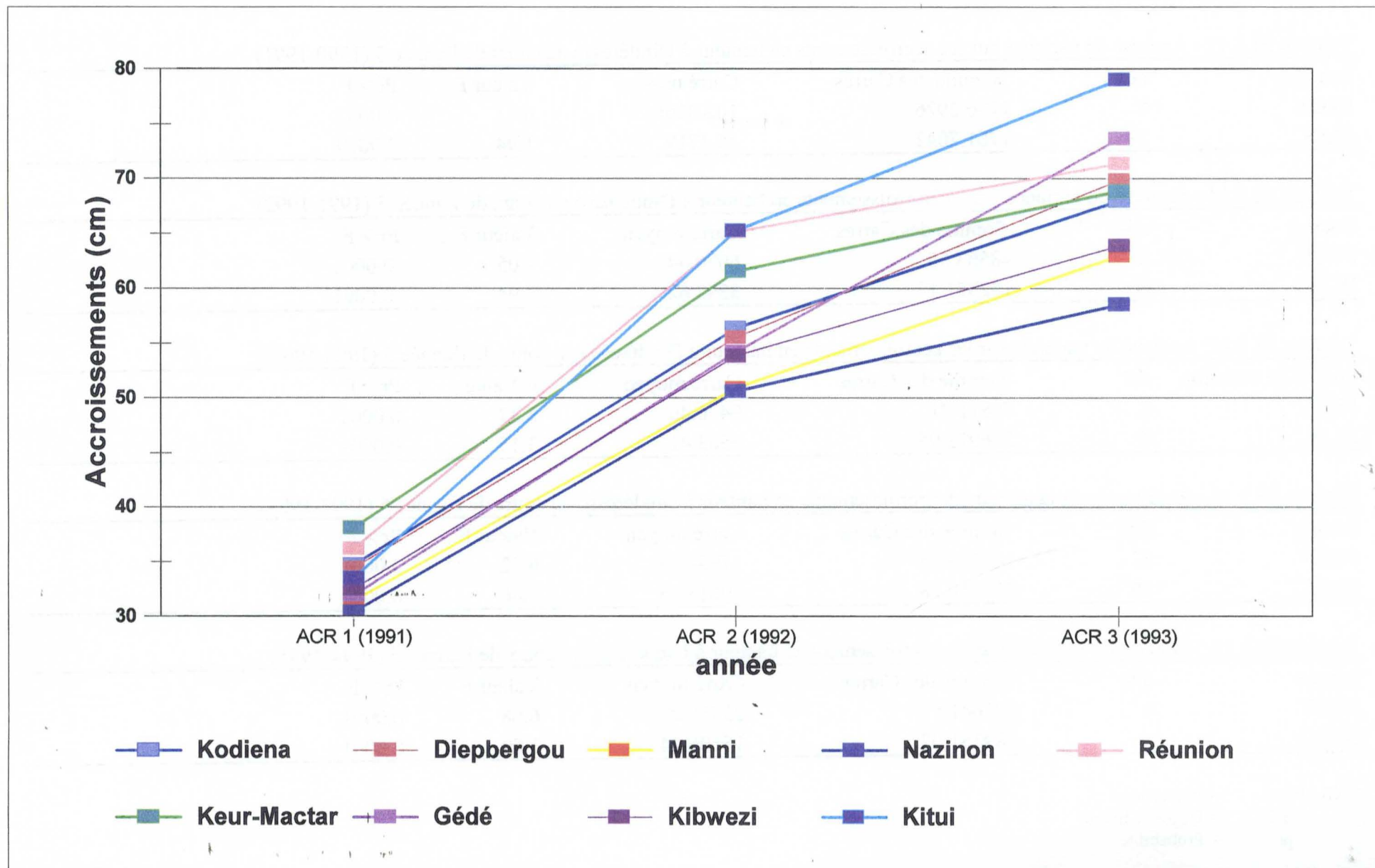


Fig. III.1.4 : Accroissements cumulés de la hauteur à Gonsé pour neuf porvenances comparées de 1990-1993

Tableau III.1.13 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Dindéresso au cours de l'année 5 (1990-1991)

Source	ddl	Somme des Carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
PROV	8	1136.2926	142.0366	6.11	0.0001
BLOC	39	1761.7042	45.1719	1.94	0.0019

Tableau III.1.14 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Dindéresso au cours de l'année 5 (1991-1992)

Source	ddl	Somme des Carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
PROV	8	48563.55	6070.44	7.05	0.0001
BLOC	39	132351.17	3393.62	3.94	0.0001

Tableau III.1.15: Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Dindéresso au cours de l'année 5 (1992-1993)

Source de variation	ddl	Somme des Carrés	Carré moyen	F Value	Pr > F
PROV	8	75811.21	9476.40	5.37	0.0001
BLOC	39	216972.95	5563.41	3.15	0.0001

Tableau III.1.16 : Analyse de variance sur les accroissements en hauteur à Dindéresso au cours de l'année 5 (1993-1994)

Source	ddl	Somme des Carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
PROV	8	143653.85	17956.73	6.52	0.0001
BLOC	39	414010.38	10615.65	3.86	0.0001

Tableau III.1.17 : Analyse de variance sur les accroissement en hauteur à Dindéresso au cours de l'année 5 (1994-1995)

Source	ddl	Somme des Carrés	Carré moyen	Valeur F	Pr > F
PROV	8	207641.57	25955.20	6.68	0.0001
BLOC	39	589151.07	15106.44	3.89	0.0001

\* NB : Prov = Provenance  
ddl = Degré de liberté  
pr = Probabilité



### **3.2. Essai Dindéresso**

Sur la station de Dindéresso les analyses de variances (tableau III.1.13. à III.1.1.17), effectuées sur les accroissements en hauteur et en diamètre montrent des différences significatives dès l'âge de 6 mois ( $p < 0,05$ ) qui s'accroissent à 18 et 30 mois ( $p < 0,01$ ). A 6 mois c'est la provenance Gédé du Kenya qui se fait remarquer par une supériorité en hauteur. Cette domination en hauteur demeure jusqu'à l'âge de quatre ans. A cet âge c'est Kodiena du Burkina qui est la moins grande (fig. III.1.5). Pour la croissance en diamètre du tronc les provenances présentent des différences significatives après 6 mois de plantation. Les provenances Gédé, Kibwezi (Kenya) et la Réunion ont les diamètres les plus gros. Les différences ne deviennent nettes qu'à l'âge de 4 ans. Mais la provenance Gédé reste la plus performante suivie de celle de Kibwezi, toutes deux du Kenya.

### **3.3. Comparaison entre les deux sites sur la vigueur**

Les analyses de variances montrent qu'il n'y a pas d'effet site. Cependant les accroissements en hauteur (Fig. III.1.6) sont plus importants à Gonsé les trois premières années de plantation quelle que soit la provenance. A partir de la troisième année la tendance s'inverse pour trois provenances exotiques (Réunion, Kibwezi, Gede et Keur-Mactar) et une provenance locale Diepbergou.

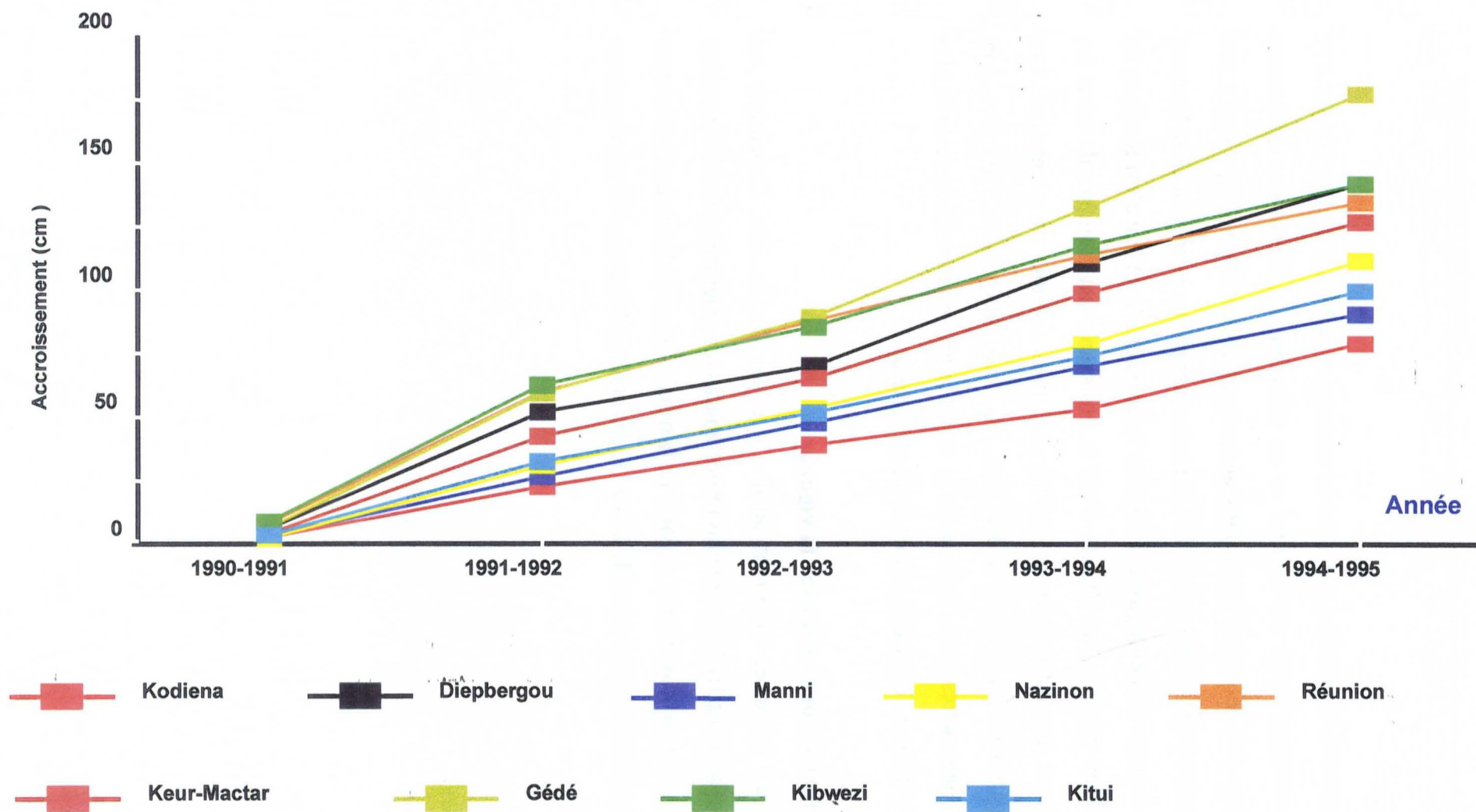
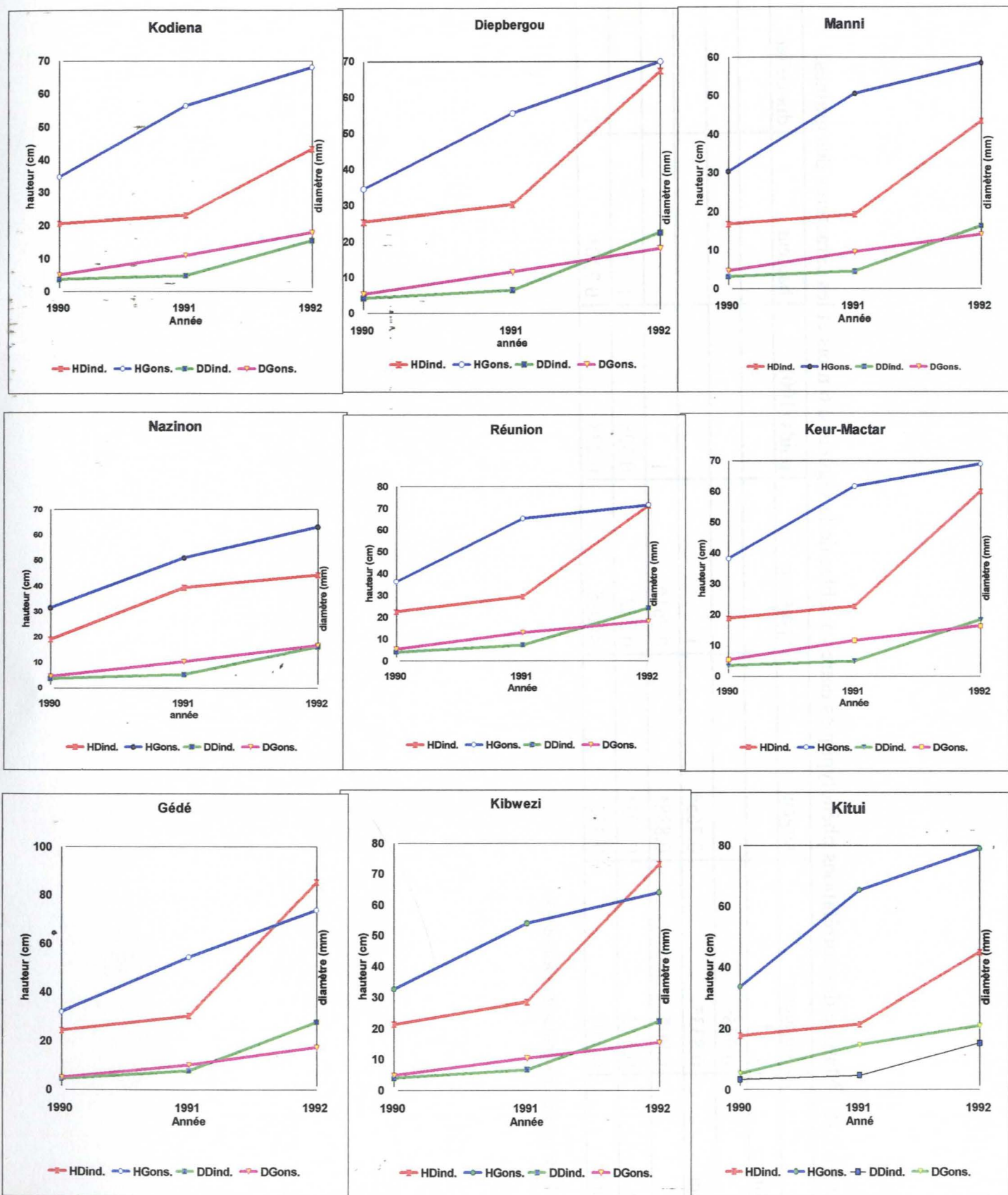


Fig. III.1.5 : Accroissements cumulés en hauteur de 1990-1995 (Station de Dindéresso)





HDind = Hauteur à Dindéresso  
HGons = Hauteur à Gonsé

DDind = Diamètre à dindéresso  
DGonsé = Diamètre à Gonsé

Fig III.1.6 : Evolution de la vigueur de croissance (hauteur et diamètre) à Dindéresso et Gonsé

Tableau III.1.18 : Matrice des corrélations phénotypiques entre variables de la vigueur à 6 mois et les caractères des graines.

	longueur	largeur	épaisseur	poids (100)	hauteur	dia-collet
longueur	1					
largeur	0.945*	1				
épaisseur	0.833*	0.765*	1			
poids	0.90*	0.838*	0.761*	1		
hauteur	0.372	0.597*	0.222	0.325	1	
dia-collet	0.110	0.302	-0.088	0.238	0.730*	1

\* : coefficient de corrélation significatif au seuil de 5%



### **3.4. Corrélations phénotypiques**

Une analyse en composantes principales effectuée simultanément sur les variables des graines et les plantules âgées de 6 mois permet de constater que les variables mesurées sur les graines sont très corrélées entre elles. La largeur des graines est le seul caractère des graines corrélé positivement avec la hauteur des plantules à six mois. La vigueur de croissance est indépendante des autres variables mesurées sur les graines (tableau III.1.18). On note des corrélations négatives entre la taille des graines et la survie des provenances à la première année de plantation sur la station de Gonsé.

Une analyse en composantes principales (ACP) effectuée sur les moyennes des paramètres mesurés ou observés montre que les 3 premiers axes principaux expliquent pour 96% la variabilité des phénomènes observés (Fig. III.1.7). L'axe 1, qui est influencé par la longueur, la largeur, l'épaisseur et le poids des graines, est défini comme étant l'axe du caractère des graines et du taux de survie. L'axe 2 est influencé par la hauteur et le diamètre à la base, c'est l'axe de la vigueur. Dans le plan 1/2 si on positionne les individus par rapport aux variables on remarque qu'il y a trois groupes d'individus. Sur l'axe du caractère des graines et du taux de survie et du côté positif de l'axe, nous avons les provenances d'Afrique de l'est, de la Réunion et une provenance du Burkina (Kodiena) et du côté négatif de l'axe, les provenances d'Afrique occidentale (3 du Burkina et 1 du Sénégal). Le premier groupe est caractérisé par des grosses graines et un taux de survie élevé. Le deuxième groupe se caractérise par des graines de petite taille et des taux de survie faible.

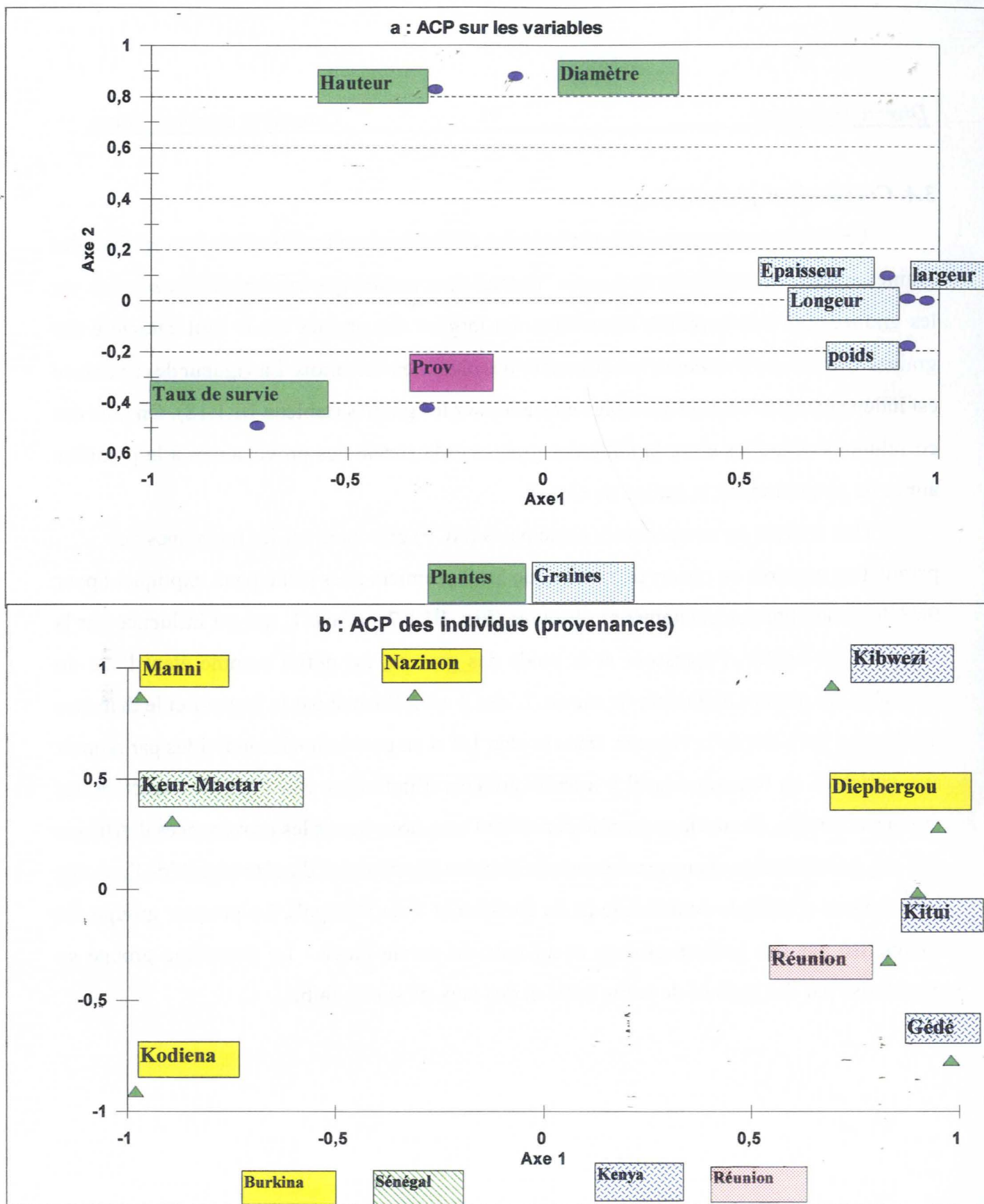


Fig. III.1.7 : Analyse en Composantes principales (ACP ) sur les variables (a) et les individus (b) (essai de Dindéresso)



#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

La morphologie des graines est le caractère qui discrimine le mieux les provenances comparées. On observe trois groupes d'un côté certaines provenances d'Afrique de l'Ouest, de l'autre les provenances d'Afrique de l'Est et d'Asie et occupant une position intermédiaire deux populations ouest africaines Pamène du Sénégal et Kodiena du Burkina. Les provenances sahéliennes ont des graines de petite taille. La corrélation positive à l'âge de six mois entre la largeur des graines et la hauteur des plantules montre que la quantité des réserves contenues dans la graine est importante pour une bonne croissance initiale des plantules. Ce résultat confirme les travaux de STARTTON (1989) qui a montré que cet effet disparaît dès que les plantes sont soumises à l'effet de l'environnement. Il a été démontré que le poids des graines est généralement très stable. Deux hypothèses ont alors été avancées pour expliquer cette situation. D'une part les caractères des graines sont le résultat d'un processus d'adaptation, ils ont été tellement sélectionnés qu'une partie de la variabilité s'est perdue au cours de l'évolution. Selon ROACH et WULFF (1987) les différences entre les poids de graines sont plutôt dues aux effets de l'environnement et ne sont vraiment pas d'ordre génétique. En effet toutes les graines de grande dimension sont issues des zones très humides avec des pluviosités qui varient entre 1000 et 1500 mm/an. Dans le cas du tamarinier on peut toutefois noter que les semences sont pour la plupart originaires de zones écologiquement très proches (pluviosité comprise entre 800 et 1000 mm/an).

La différence de comportement entre les provenances sur la capacité de survivre dans les conditions locales du Burkina se fait sentir, dès la première saison sèche sur le site de Gonsé et seulement après la troisième saison sèche à Dindéresso. Donc l'eau, si elle n'influence pas la vigueur de croissance, permet aux plantules de passer sans grandes difficultés la première saison sèche. Dans les zones sahéliennes où les conditions climatiques sont très rudes, les espèces ont dû développer une stratégie adaptative qui consiste à bien installer d'abord leur système racinaire avant d'investir dans le système aérien. On aurait alors pu penser que les populations locales à ce stade devraient exprimer leur aptitude dans leurs aires naturelles. Ce qui n'est pas le cas dans ces essais, car les provenances de l'Afrique

Orientale ont des taux de survie exceptionnels. Les résultats obtenus sur *Tamarindus indica* sont donc à l'opposé de ceux obtenus sur *Faidherbia albida* par BILLAND et DIALLO (1991). On constate que les effets maternels sont forts à l'âge de six mois disparaissent totalement après la première saison sèche (18 mois après la plantation).

Les résultats sur la vigueur permettent de différencier les provenances, mais ne permet pas de les classer par aire géographique d'origine. Les faibles accroissements obtenus à Dindéresso au cours des trois premières années de plantation montrent que malgré l'abondance des précipitations, la croissance en hauteur des plantes de tamarinier est faible. Il se peut alors que les différentes provenances mettent en place d'abord leur système racinaire avant de croître en hauteur. Ceci montre donc que l'eau n'a pas été un facteur stressant au cours des trois premières années de vie végétative, or il est bien connu que dans les zones à saison sèche marquée (zones arides et semi arides) l'eau constitue la première ressource qui contrôle le rythme végétatif des plantes. En tenant compte des quantités d'eau moyenne qui sont enregistrées annuellement sur les deux sites d'étude (1000 mm à Dindéresso et 700 mm à Gonsé) on peut penser que chez le tamarinier, la croissance au cours des premières années est indépendante de la quantité d'eau tombée au cours de la saison. Pourtant de nombreux auteurs ont montré qu'il y a une forte interaction entre le génotype et l'environnement chez les espèces forestières (LEBOT 1996 ; KUNDU et al. 1998 ; YING 1997; RAYMOND et al. 1997). La vigueur de croissance pourrait alors être une caractéristique propre à chaque provenance. Dans ce contexte l'isolement géographique et les conditions locales du milieu ont donc influencé de manière significative les caractères d'adaptation de chaque provenance. Ainsi ces caractères ont dû être fortement modelés au cours de l'évolution en fonction de l'environnement suivant le type de stratégie développée par chaque provenance pour survivre dans son milieu d'origine.

La provenance Kibwezi est celle qui paraît la plus stable sur les deux stations. Cependant la provenance Gédé du Kenya est la plus performante sur le site de Dindéresso. Celle-ci est originaire d'une région dont la pluviosité est faible par rapport à la zone d'expérimentation.



En conclusion, on peut dire que jusqu'à l'âge de cinq ans les provenances locales n'ont pas montré une supériorité par rapport aux provenances exotiques sur leur capacité d'adaptation aux conditions locales des deux sites d'étude. Elles ont même des taux de survie les plus bas. Cependant, le passage accidentel d'un feu de brousse en novembre 1993, a permis de mesurer la capacité de chaque provenance à survivre en conditions réelles des zones soudanaises. En effet les taux de survie mesurés 12 mois après le feu montrent que les provenances les plus affectées sont Kitui et Kibwezi toutes deux du Kenya, et celle de la Thaïlande. Par contre la provenance Gédé du Kenya est celle qui a été la moins affectée par le feu parmi les provenances exotiques. Les provenances locales ont eu un meilleur comportement face au feu.

Ainsi si les performances phénotypiques des provenances exotiques sont intéressantes pour les programmes de sélection leur introduction en Afrique sahélienne doit tenir compte de leur comportement face aux feux accidentels qui parcourent fréquemment les savanes africaines.

**CHAPITRE II :**  
**ETUDE DE LA DIVERSITE PAR LES MARQUEURS NEUTRES (RAPD)**



## I. INTRODUCTION

De nombreuses études sont actuellement disponibles sur l'organisation de la diversité génétique d'espèces ligneuses des forêts tropicales humides et des forêts tempérées. Quelques espèces des zones semi-humides ont également fait l'objet d'une caractérisation génétique de leurs populations par les marqueurs moléculaires. Parmi les travaux les plus significatifs on peut citer HARRIS et al. (1994) qui ont utilisé les RFLP (Restriction Fragment Length Polymorphisms) de l'ADN chloroplastique pour reconstruire la phylogénie de quelques espèces du genre *Leucaena* (légumineuse), CHALMERS et al. (1992) qui à l'aide de marqueurs RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) ont mis en évidence la forte variabilité génétique intra et inter populations de deux espèces de *Gliricidia*, et enfin ceux de NESBITT et al. (1995) sur *Eucalyptus globulus*. On peut également mentionner les travaux de HARRIER et al. (1997), sur l'établissement des relations entre différentes espèces d'*Acacia* qui portent des nodules et ceux qui en sont dépourvus. Utilisant simultanément les méthodes RFLP-PCR et les RAPD, HAWKINS et HARRIS (1998) ont caractérisé génétiquement deux légumineuses hybrides et leurs parents *Leucaena leucocephala* x *L. esculenta* et *Parkinsonia aculeata* x *Cercidium praecox*). La caractérisation génétique des populations des espèces ligneuses des savanes boisées sahéliennes n'est encore qu'à ses débuts. La plupart des travaux sont en cours soit dans le cadre de projet (projet INCHO-DEV sur *Vitellaria paradoxa*) soit dans le cadre d'études académiques (*Ziziphus mauritiana*, *Acacia tortillis*..).

Notre étude sur *Tamarindus indica* tentera de répondre aux questions suivantes :

- L'évaluation de la diversité par les marqueurs permet-elle de déterminer le centre d'origine de *Tamarindus indica* ?
- Peut-on structurer les populations par aires géographiques ?

## II. MATÉRIEL ET MÉTHODES

### 1. Matériel végétal

Les extractions d'ADN sont faites à partir des feuilles vertes de plantules obtenues après semis des graines issues de plusieurs aires géographiques. Le tableau III.2.1 donne les noms des populations (provenances) étudiées. Les sites de récolte sont inscrits sur la figure III.1.1 (verso p77).

### 2. Méthodes d'étude

Dans notre étude nous avons utilisé un marqueur dominant, les RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA) (WILLIAMS *et al.*, 1990). Cette technique est intéressante car elle permet d'étudier directement le génotype des arbres mères et celui des descendants. La technique des RAPDs est une technique qui peut s'employer sur n'importe quelle espèce végétale avec un minimum de mise au point préalable (HADRYN *et al.*, 1992 ; CHALMERS *et al.*, 1992). Le principe est la mise en évidence du polymorphisme génétique de présence/absence de bandes, qui utilise les propriétés de redondance de l'information génétique et l'amplification par les PCR (Réaction de polymérisation en chaîne). Elle a l'avantage d'être simple et rapide; elle nécessite peu d'ADN et est facilement automatisable.

#### 2.1. Extraction de l'ADN génomique total

Pour l'extraction de l'ADN total nous avons testé deux méthodes d'extraction qui sont : la technique de BOUSQUET *et al.* (1990) et celle qui utilise le mini Kit QIAGEN. Les différents protocoles sont donnés en annexes III.2.1 et III.2.2. Le principe reste le même dans les deux cas. Les techniques de préparation de l'ADN commencent toutes par une lyse des cellules, suivie d'une déprotéinisation enzymatique (Protéinase K dans le cas de Bousquet et Buffer 2 dans le cas des Kits). On prélève environ 100 mg de fragments de feuilles séchées ou 150 mg de feuilles fraîches qu'on broie dans l'azote liquide. Puis une solution tampon est ajoutée au broyat afin de le récupérer dans des micro-tubes de 1,5 ml. Les tubes sont placés en incubation au bain-marie (65° C) pendant 10 ou 30 minutes sous agitation permanente. Ensuite, l'ADN est concentré par précipitation à l'aide d'alcool en présence d'une faible



Tableau III.2.1 : Liste des provenances étudiées par la méthode RAPD

Pays	Provenances	nombre d'individus
1. GUADELOUPE	Mahadière	21
2. CAMEROUN	Maroua	16
3. MADAGASCAR	Anarafaly	23
4. THAÏLANDE	Pramane	12
5. KENYA	Gédé	16
5. INDE	Déhra dun	24
7. TANZANIE	M'tandika	18
8. SENEGAL	Pamène	18
9. BURKINA	Kodiena	18
10. REUNION	Etang-salé	21

concentration saline. Puis, on élimine les débris et les composés chimiques et biochimiques (lipides, protéines et sels minéraux) par centrifugation. On récupère alors le surnageant renfermant une solution d'ADN total purifié.

## 2.2. Dosage et vérification de la qualité de l'ADN

Les mesures précises de la concentration en acides nucléiques se font par lecture directe au spectrophotomètre de l'absorbance à 260 nanomètres ( $A_{260}$  nm). Puis, on vérifie la qualité de l'ADN par une migration à travers un gel d'agarose qu'on visualise après coloration dans un bain de bromure d'Ethidium (BET). Une fois toutes ces opérations effectuées, l'ADN est conservé au congélateur à une température de  $-20$  à  $-70$  °C.

## 2.3. Amplification par la réaction PCR

L'amplification par la réaction PCR permet l'amplification sélective *in vitro* de séquences d'acides nucléiques. Elle comporte trois phases :

### \*La phase de dénaturation

C'est l'étape de la rupture des liaisons non covalentes établies entre les bases des deux brins qui constituent la double hélice de l'ADN, sous l'effet de la chaleur ( $94$  °C).

### \*La phase d'hybridation

L'abaissement rapide de la température à un seuil propice à l'hybridation des amorces sur l'ADN matrice, tout en empêchant le double brin génomique de se reconstituer permet aux amorces de se fixer sur leurs sites complémentaires.

### \* La phase d'élongation

Chaque brin ainsi hybridé synthétise sous l'effet de l'enzyme ADN polymérase un nouveau brin complémentaire à l'autre portion de l'ADN. Deux brins sont ainsi constitués puis séparés à nouveau. L'amorce se fixe à nouveau et initie une nouvelle synthèse. Chaque fragment est alors progressivement multiplié des millions de fois. Au cours de notre étude, nous avons fait des amplifications suivant les spécifications indiquées tableau III.2.2.



Tableau III.2.2 : Programme d'amplification de l'ADN total par la technique PCR

Phases	Temps (mn)	Température (°C)	Nombre de Cycles
dénaturation		94	45
dénaturation	1	94	
hybridation			
élongation	1	36	
	2	72	
élongation	10	72	

## 2.4. Technique RAPD (Random Amplified Polymorphic DNA)

La fig. III.2.1. illustre les différentes étapes d'une RAPD.

### 2.4.1 Séparation et visualisation des fragments d'ADN

#### 2.4.1.1. Migration sur gel

Le mélange des différents fragments d'ADN produits par la réaction PCR est déposé dans un gel baignant dans un liquide conducteur à l'intérieur d'une cuve. Une tension électrique est appliquée aux extrémités de cette cuve. Sous l'action du champ électrique, l'ADN migre, les différents fragments se déplaçant d'autant plus facilement entre les mailles du gel qu'ils sont petits. Les différents fragments seront ainsi séparés en fonction de leur taille.

#### 2.4.1.2. Coloration et visualisation sur gel d'agarose

Après la migration, les gels sont immergés dans un bain de bromure d'ethidium (BET) pendant 15 minutes. Le BET se fixe alors sur les séquences d'ADN qui apparaissent fluorescent à l'Ultra-Violet (UV). Chaque bande colorée (horizontalement) correspond à un fragment d'ADN. Ceux-ci sont positionnés par ordre de taille décroissante du haut vers le bas et chaque piste (trace verticale sur le gel) correspond à un individu. On décolore ensuite progressivement les parties n'ayant pas des séquences d'ADN en immergeant le gel dans de l'eau distillée. La durée de décoloration est fonction de l'intensité de la coloration (généralement 30 minutes).

#### 2.4.1.3. Lecture des marqueurs sur le gel

La lecture se fait après photographie du gel. Les marqueurs sont repérés par la présence de bandes plus ou moins intense. Chaque bande est assimilée à un marqueur. Seules les bandes fortement mises en évidence et répétables sont retenues. Pour les marqueurs retenus, la présence est notée 1 et l'absence est notée 0. On obtient ainsi un tableau à plusieurs entrées dont les variables sont en colonne (marqueurs) et les individus en lignes (provenances).



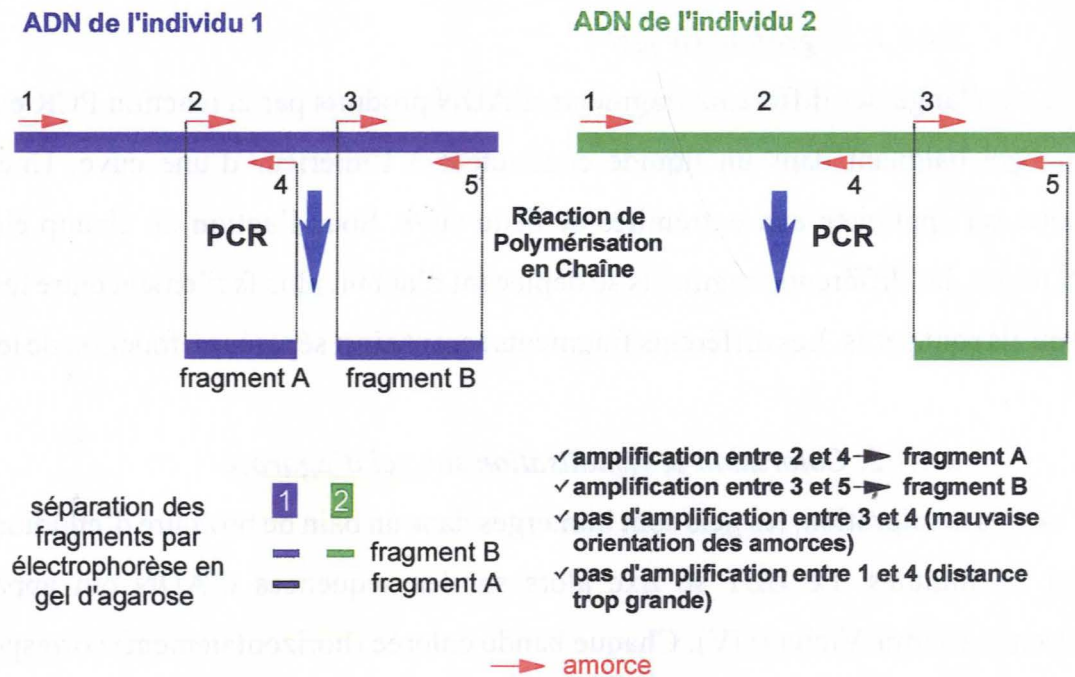


Fig. III.2.1: Principe du polymorphisme détecté avec les amorces arbitraires (RAPD)

## 2.5. Amorces testées

Quinze amorces ont été testées. Cependant certaines amorces ne montraient pas de polymorphisme ou présentaient des bandes inexploitable. Nous avons en définitive retenues huit amorces qui présentaient des bandes assez intenses et répétables. Le tableau III.2.3 montre les amorces testées et celles qui ont été retenues.

## 2.6. Analyses statistiques des données

Les indices de similarité sont calculés en prenant en compte les doubles présences et/ou les doubles absences avec une pondération différente. Considérons deux individus  $k$  et  $l$  en posant :

$n$	=	nombre total de lignes (marqueurs) étudiés dans le tableau de données
$u_{kl}$	=	nombre de lignes pour lesquelles les colonnes (individus) $k$ et $l$ sont différentes
$n_{KL}$	=	nombre de marqueurs communs aux deux individus $k$ et $l$ .
$n_{kl}$	=	nombre d'absences de marqueurs communes aux deux individus $k$ et $l$
$m_{kl}$	=	$n_{kl} + n_{KL}$

On calcule les indices selon les formules suivantes :

l'indice de JACCARD	(1908) :	$a_{kl} = n_{KL} / (n_{KL} + u_{kl})$
l'indice de SOKAL et MICHENER	(1958) :	$g_{kl} = m_{kl} / n.$
l'indice de DICE	(1945) :	$b_{kl} = 2n_{KL} / (2n_{KL} + u_{kl})$
l'indice de SOKAL et SNEATH	(1963) :	$g_{kl} = 2m_{kl} / (m_{kl} + n)$

L'indice de Jaccard considère que deux individus sont identiques s'ils ont en commun la même bande (marqueur) alors que celui de Sokal et Michener définit l'identité des individus par la présence du marqueur ou son absence chez les deux individus (pas de différence entre double 0 et double 1). L'indice de Dice accorde un poids deux fois plus élevé à la double présence du marqueur sur deux individus, alors que l'indice de Sokal et Sneath accorde un double poids seulement à la double présence (considère que les présences sont deux fois plus importantes) du marqueur sur les individus comparés.



Tableau III.2.3 : Liste des amorces passées en RAPD

populations	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10
amorce										
<b>M05*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
E04	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
<b>K17*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
<b>K06*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
<b>R15*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
X12	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
Y02	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
I14	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
<b>X01*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
M12	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
<b>Y01*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
W20	20	16	23	12	16	24	18	18	18	21
<b>W01*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
<b>A09*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>
<b>Bo6*</b>	<b>20</b>	<b>16</b>	<b>23</b>	<b>12</b>	<b>16</b>	<b>24</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>18</b>	<b>21</b>

\* = Amorces retenues

Les numéros de 1 à 10 correspondent aux populations du tableau III.2.1

Les calculs ont été faits grâce au Logiciel NTSYS, (ROHLF, 1992) qui nous a permis d'obtenir la matrice de similarité par la méthode UPGMA. Ensuite nous avons utilisé le logiciel Darwin 3.5 pour transformer les matrices de similarités en matrices de dissimilarités sur lesquelles des distances génétiques ont été calculées, puis traduites sous forme d'arbres phénétiques.

PERRIER (1998) indique que, dans le cas des marqueurs dominants les deux indices les plus couramment utilisés sont les indices de JACCARD (1908) et celui de SOKAL et MICHENER (1958).



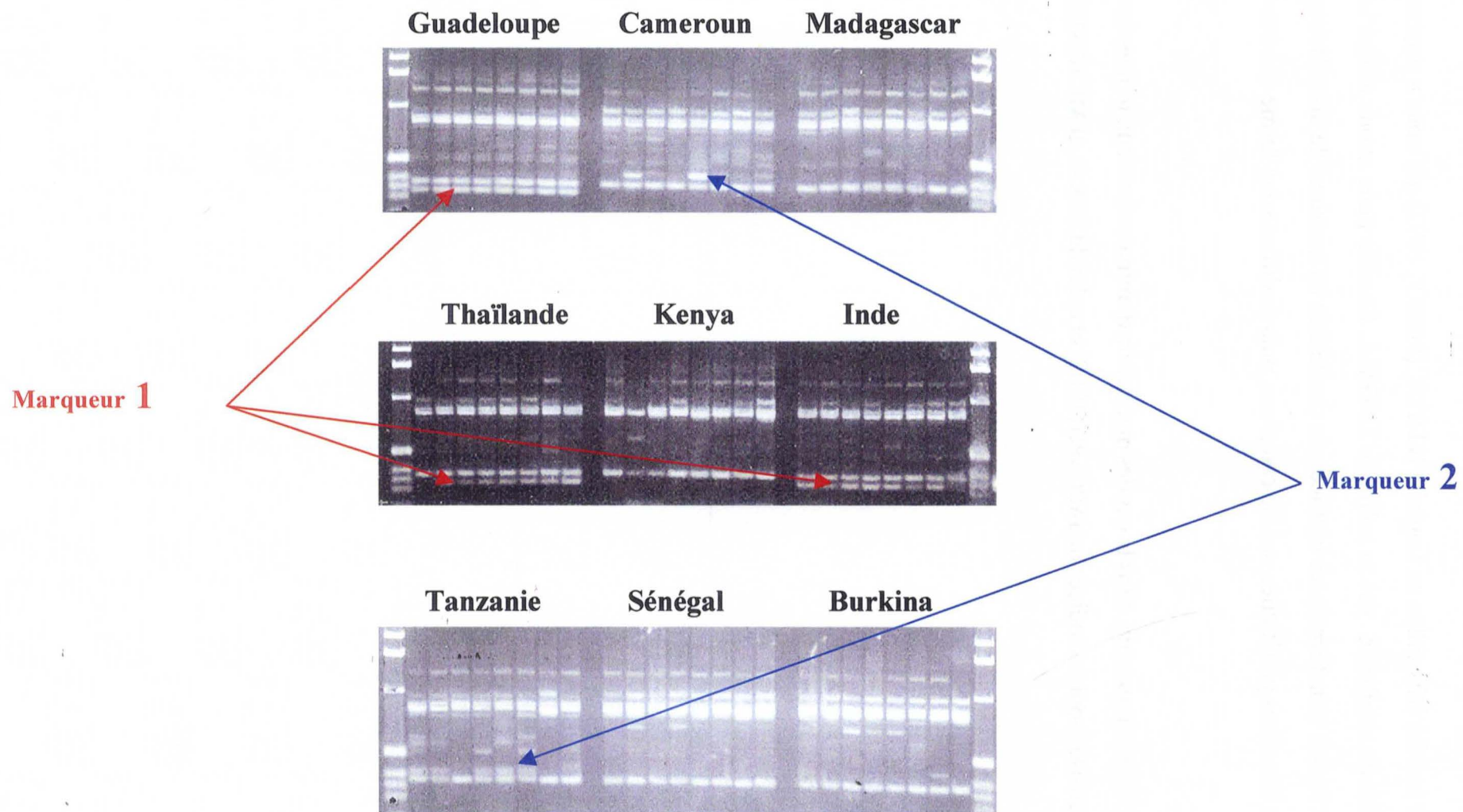


Fig. III.2.2. Migration de l'ADN total des individus de neuf populations à travers un gel d'agarose après amplification avec l'amorce K06

### III. RÉSULTATS

Un total de 187 individus repartis dans 10 populations ont été étudiés, 179 individus ont été retenus après lecture des gels. 65 bandes réparties entre huit amorces ont été lues. La figure III.2.2 donne l'exemple de l'amorce K06 sur 9 populations.

Nous avons choisi de présenter uniquement les résultats obtenus à partir de l'indice de Sokal et Michener car ceux obtenus à partir des autres indices pour les distances intra et inter-population sont très proches.

#### 1. Diversité génétique intra-population

Les calculs des distances génétiques à partir de l'indice de SOKAL et MICHENER (1958), (tableau III.2.4) montrent que la diversité intra-population varie de 0,12 à 0,32. Les populations d'Asie sont parmi les moins variables. Parmi les populations d'Afrique étudiées c'est celle du Cameroun qui présente le niveau de diversité le plus important. Parmi les populations des îles celle de la Guadeloupe présente la plus faible diversité (0,12) mais la diversité de la population de Madagascar (0,17) est similaire à celle de la population d'Inde ou de Thaïlande et celle de la population de la Réunion (0,20) est similaire à celle des populations d'Afrique.

#### 2. Diversité génétique inter-population

L'Analyse Factorielle des Correspondances (AFC) montre que chaque axe représente une faible partie de la variabilité totale (10 % au maximum), ce qui confirme une bonne indépendance des marqueurs.

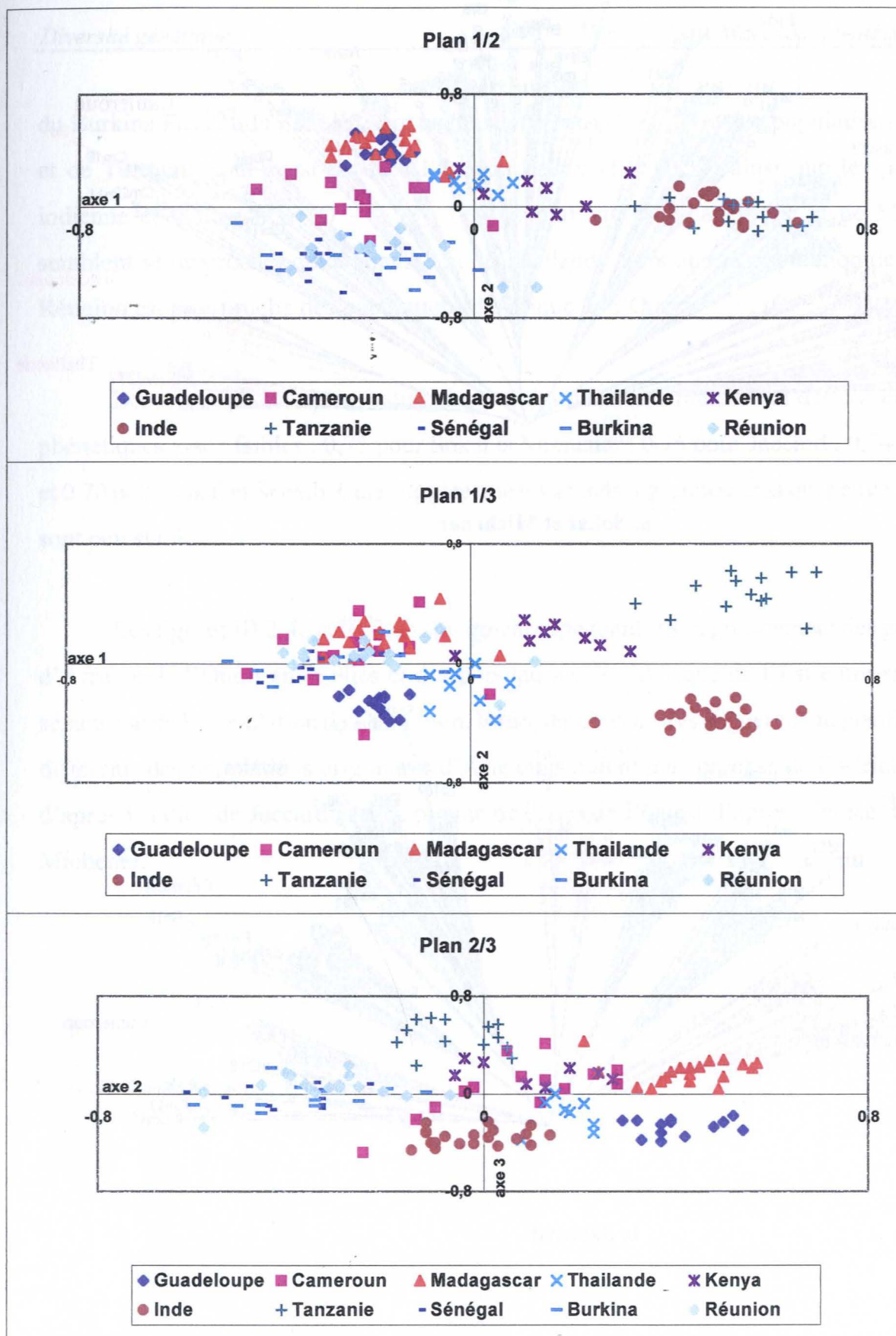
L'axe 1 de l'AFC, qui représente 10,2% de la variabilité totale, oppose les populations d'Asie et d'Afrique de l'est aux populations d'Afrique de l'Ouest ; l'axe 2 représente 8,2 % et permet de séparer les populations de l'Afrique de l'ouest des populations de Madagascar et de Guadeloupe. L'axe 3, qui représente 7% de la variabilité totale, sépare les populations d'Asie de celles d'Afrique de l'est (fig. III.2.3).

Les distances inter-populations sont présentées dans le tableau III.2.4 ; les populations



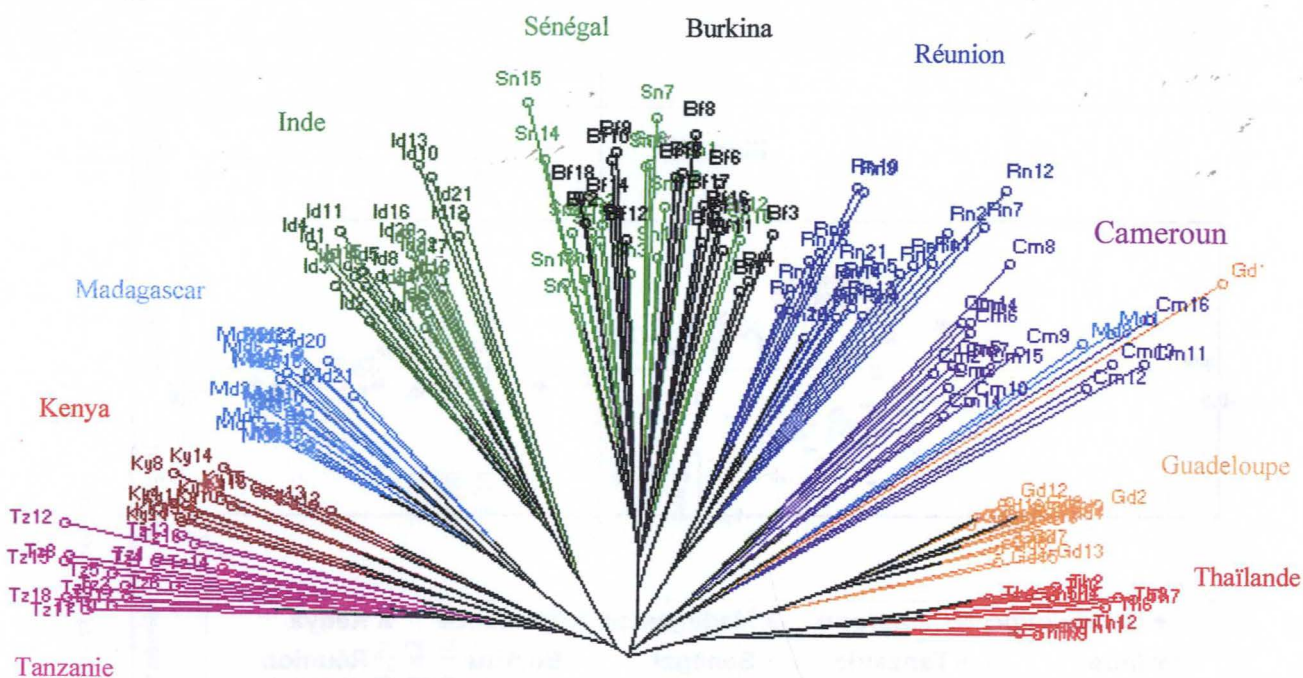
Tableau III.2.4 : Distances génétiques moyennes inter et intra-population à partir de l' indice de Sokal et Michener

	Guadeloupe	Cameroun	Madagascar	Thaïlande	Kenya	Inde	Tanzanie	Sénégal	Burkina	Réunion
Guadeloupe	0,12									
Cameroun	0,34	0,32								
Madagascar	0,29	0,35	0,17							
Thaïlande	0,27	0,36	0,32	0,16						
Kenya	0,34	0,38	0,30	0,33	0,20					
Inde	0,35	0,42	0,37	0,33	0,31	0,17				
Tanzanie	0,42	0,43	0,39	0,39	0,32	0,33	0,21			
Sénégal	0,36	0,39	0,36	0,35	0,36	0,39	0,42	0,20		
Burkina	0,36	0,39	0,36	0,35	0,36	0,37	0,40	0,25	0,24	
Réunion	0,36	0,38	0,38	0,36	0,35	0,39	0,41	0,34	0,33	0,20

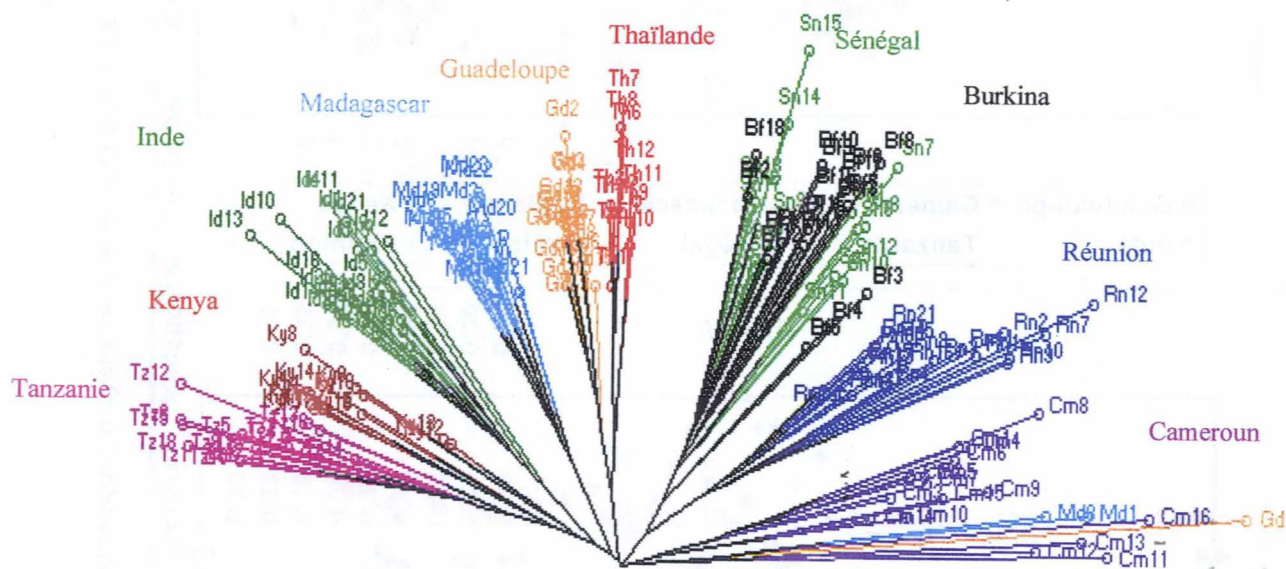


**Fig. III.2.2 : Analyse Factorielle des Correspondances sur les individus**





a. Sokal et Michener



b. Jaccard

Fig. III.2.4 : Arbres phénétiques obtenus à partir des indices de Sokal et Michener (a) et de Jaccard (b)

du Burkina Faso et du Sénégal sont les plus proches ( $D = 0,25$ ) ; les populations du Kenya et de Tanzanie sont aussi proches l'une de l'autre ( $D = 0,32$ ) ainsi que les populations indienne et thaïlandaise ( $D = 0,33$ ). Les populations de Guadeloupe et de Madagascar semblent se rapprocher de la population de Thaïlande alors que la population de l'île de la Réunion est plus proche des populations d'Afrique de l'Ouest.

Les arbres phénétiques réalisés à partir des différents indices ont des corrélations co-phénétiques assez faibles : 0,73 pour Sokal et Michener ; 0,76 pour Jaccard ; 0,74 pour Dice et 0,70 pour Sokal et Sneath. Cela suggère que les grands regroupements qui peuvent être faits sont peu stables.

Les figures III.2.4a et III.2.4b soulignent cependant : un regroupement des populations d'Afrique de l'Ouest entre elles et des populations de l'Afrique de l'Est entre elles et une séparation de la population du Cameroun. Enfin, les deux arbres suggèrent un positionnement différents des populations originaires d'Asie qui seraient plus proches de l'Afrique de l'Est d'après l'indice de Jaccard et plus proche de celles de l'Ouest d'après l'indice de Sokal et Michener.



#### IV. DISCUSSION ET CONCLUSION

HAMRICK et al. (1992) ont souligné que par ordre d'importance la répartition géographique était le premier facteur responsable de la différenciation génétique inter-population.

Cependant chez le tamarinier, les distances inter-populations sont du même ordre que les distances intra-populations, ce qui suggère qu'il y a eu un large échange de matériel. Les mouvements liés à l'homme sont certainement importants pour une espèce très utilisée comme le tamarinier ; AUBREVILLE (1950) notait qu'il y avait un important commerce de tamarin au moyen âge par les marchands arabes.

Par ailleurs, la position géographique de la Réunion pourrait laisser penser que le tamarinier a été introduit sur cette île à partir de l'île de Madagascar ou des côtes de l'Afrique Australe. Notre étude montre que la population étudiée (Etang-salé) située non loin de la plaine des Cafres (peuplée principalement de Noirs) est génétiquement proche des populations de l'Afrique de l'ouest, Kodiena (Burkina) et Pamène (Sénégal). Ceci indique que l'introduction du tamarin sur l'île de la Réunion est antérieure à la période de l'esclavage. En effet après la découverte de l'île en 1507 par Tristan Da Cunha et son occupation par les premiers colons français en 1665, la culture de la canne à sucre nécessitait une main d'oeuvre. C'est ainsi que les navigateurs qui parcouraient la route de la soie faisaient des arrêts sur les côtes africaines pour recruter une main d'oeuvre à bon marché, qui s'est vite transformé sur place en servitude. Cependant contrairement aux esclaves embarqués dans des conditions très difficiles, les Noirs qui embarquaient à bord des navires de la compagnie des Indes avaient le statut d'hommes libres, qui leur permettait d'emporter tout ce dont ils avaient besoin y compris du tamarin pour acidifier les mets.

Cependant notre travail ne permet pas de trancher quant à la zone d'origine du *Tamarindus indica*. La faible diversité des populations asiatiques pencherait en faveur d'une origine africaine ou malgache mais l'échantillonnage que nous avons pu étudier est trop limité et il faudra l'étendre à d'autres populations asiatiques avant de confirmer si cette relativement faible diversité intra-population y est générale.

En Afrique les populations d'Est et de l'Ouest sont différenciées, ce qui est conforme à ce qui est observé sur d'autres espèces et sur le rôle de la barrière, plus ou moins importante, qu'a joué la vallée du Rift. La diversité intra-population, plus élevée qu'en Asie, peut s'interpréter comme caractérisant une zone d'origine, ou aussi comme le résultat d'un brassage important lié aux activités humaines. La grande diversité de la population du Cameroun permet d'émettre deux hypothèses :

- le tamarinier serait né dans cette région de l'Afrique centrale puis aurait dans un premier temps été disséminé par les éleveurs nomades vers l'Est et l'Ouest du continent.
- le Cameroun serait un carrefour des éleveurs nomades, cette zone permettant ainsi des échanges commerciaux entre l'Afrique occidentale, orientale et septentrionale.

En conclusion, des compléments d'étude sont nécessaires pour pouvoir préciser l'origine du tamarinier ; d'une part il sera nécessaire de renforcer l'échantillonnage des populations étudiées, en particulier en Asie ; d'autre part une approche par l'étude de l'ADN chloroplastique, qui permet de définir des lignées maternelles, donnera des indications sur les transferts de graines, y compris éventuellement à grande distance. Il sera nécessaire de confirmer si les populations d'Asie sont effectivement plus proches des populations d'Afrique de l'Est et de l'Ouest, les hypothèses concernant l'origine de l'espèce et les mouvements de matériels s'en trouveront profondément modifiées. Enfin pour une espèce aussi inféodée à l'homme ces travaux de génétique devront être complétés par une approche historique des usages et des échanges des produits issus du tamarinier.



**QUATRIEME PARTIE :  
CONCLUSION GENERALE ET PERSPECTIVES**

## GESTION DES RESSOURCES GÉNÉTIQUES

L'étude de la biologie de la reproduction de *Tamarindus indica* a permis d'approfondir la connaissance sur les mécanismes biologiques qui influencent la fructification, donc les processus de régénération par graines. Le caractère étalé de la floraison montre que pendant la période de reproduction plusieurs cortèges d'agents pollinisateurs peuvent intervenir. La détermination taxonomique des visiteurs et la description de leur comportement nous renseignent sur le caractère généraliste de ces insectes et sur les interactions qui s'effectuent entre *T. indica* et les autres éléments biotiques du milieu. L'existence de guildes de plantes qui sont visitées successivement tout au long de l'année par les insectes montre qu'il y a un mutualisme indirect entre ces espèces végétales.

Nous avons montré que *Tamarindus indica* est une espèce partiellement auto-incompatible. Nous avons constaté que le visiteur le plus fréquemment rencontré sur le tamarinier est *Apis mellifera*. Or ce visiteur, par son comportement (change rarement d'arbre), disperse beaucoup d'auto-pollen. La conséquence de ce comportement est la production de descendants fortement apparentés qui diminue la capacité de régénération par graine. Du fait du nombre restreint d'arbres qui participent effectivement à la reproduction, il peut y avoir au sein des populations fragmentées et isolées une perte progressive de la diversité génétique intra-population, suite à des croisements entre apparentés.

La caractérisation génétique des populations a mis en évidence la variabilité phénotypique entre les populations ainsi que leur différenciation génétique. Cette étude montre que les regroupements bien marqués par continent sont inexistantes. Il ressort cependant qu'il y a eu certainement des introductions du vieux monde dans le nouveau monde, et probablement des échanges entre différents continents du vieux monde. En effet DALZIEL (1937) notait l'introduction du tamarin au Mexique il y a environ 400 ans. A partir de notre étude, on ne peut pas situer avec certitude l'aire d'origine de l'espèce. Sur le continent africain, la population du Cameroun, qui est la plus diversifiée, peut être le centre



primaire ou seulement un carrefour d'échanges commerciaux entre l'Afrique de l'Est, du Nord et de l'Ouest. La seule certitude est que *Tamarindus indica* est une espèce dont l'histoire est fortement liée aux mouvements de l'homme. Les grands déplacements humains dans les périodes lointaines ont probablement favorisé la création de nouvelles populations en dehors de l'aire géographique habituel de l'espèce. A l'échelle du continent africain, on pense que les éleveurs nomades ont joué un rôle important dans la dispersion des semences le long des grands couloirs de transhumance.

La gestion durable des ressources génétiques de *Tamarindus indica* en Afrique soudano-sahélienne et sahélienne passe nécessairement par la gestion *in situ* des populations naturelles. En effet, la grande variabilité des populations africaines montre qu'il n'y a pas de danger immédiat d'érosion génétique mais que la fragmentation pourrait à terme affecter cette variabilité. Donc pour l'instant, seules les conditions environnementales sont susceptibles d'entraîner une dégradation progressive des populations. L'important brassage génétique dû aux mouvements humains aura peut-être été un facteur important au maintien de cette diversité. Toutefois l'aménagement des forêts de production doit impérativement tenir compte des différentes interactions qui s'y déroulent. Ainsi le maintien des guildes de plantes dans les écosystèmes forestiers se révèle être une stratégie efficace pour assurer des productions durables dans la forêt.

Les résultats obtenus au cours de ce travail sur *Tamarindus indica* montrent que la gestion des ressources génétiques forestières dans les zones soudaniennes et sahéliennes doit utiliser simultanément les informations fournies par les marqueurs moléculaires et celles apportées par les caractères adaptatifs des populations venant d'aires géographiques différents. L'estimation de la diversité génétique à l'échelle locale (nationale ou régionale) comparée à celle des populations sur l'ensemble de l'aire de répartition de chaque espèce permet ainsi de mesurer le degré de menace d'érosion génétique.

Pour faire suite à nos travaux il sera important d'entreprendre :

Du fait que certains individus peuvent assurer au sein de la population le rôle de la fonction mâle, il serait nécessaire d'effectuer une étude de la paternité afin d'évaluer leur contribution génétique dans les descendants.

La variation de la précocité et de la durée du cycle reproduction ouvre des perspectives de recherche sur les relations entre la phénologie de la floraison et de la fructification et les paramètres climatiques.

L'étude de la morphologie du style à l'intérieur et entre les populations permettra une classification de *Tamarindus indica* par rapport à ce caractère. Des études plus poussées viseront à établir d'éventuelles relations entre la plante et ses pollinisateurs.

Les fleurs de tamarinier sont visitées par de nombreux insectes, il est nécessaire de déterminer les vrais pollinisateurs ainsi que leur efficacité pollinisatrice.

L'auto-incompatibilité partielle de *T. indica* suggère de suivre avec attention le comportement des individus issus de l'autofécondation en milieu naturel. Ceci dans le but d'évaluer l'impact du comportement de *Apis mellifera*. Ce qui permettra l'élaboration des stratégies de pollinisation assistée particulièrement dans les vergers de production.

L'adaptation de certaines provenances au feu ouvre des perspectives d'étude physiologiques ainsi que le comportement du système racinaire.

Une caractérisation génétique des populations qui se succèdent le long des grands couloirs de migration à partir du marquage de l'ADN chloroplastique pour établir la phylogénie maternelle entre les arbres afin de valider ou non l'hypothèse de la dissémination des graines par les éleveurs nomades.



Une étude plus approfondie comparant plusieurs populations d'Asie doit être faite avec les marqueurs RAPD ou RFLP pour mesurer le degré de diversité au sein de chaque continent.

Si les populations africaines ne sont pas menacées dans l'immédiat en ce qui concerne l'érosion génétique un suivi à long terme s'impose (taille, degré de fragmentation et d'isolement, régénération)

Une étude sur les flux de gènes (graines et pollen) pourrait être menée dans chaque type de distribution spatiale des populations identifiées dans les trois zones écologiques afin de déterminer les relations d'apparentement des arbres d'une même population. Cette étude sera couplée avec celle de l'inventaire démographique des populations concernées.

## **REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES**



## REFERENCES BIBLIOGRAPHIQUES

- ARROYO M.T., 1981. Breeding systems and pollination biology in Leguminosae. *Advances in legume systematics* part 2 : 137-769. eds. R.M. Polhill et Raven P.H. Royal Botanic Gardens, Kew. 1049p.
- AUBREVILLE A. 1950. *Flore Forestière Soudano-Guinéenne*. AOF-Cameroun-AEF:226-227. Société d'éditions, Maritimes et coloniales, Paris. 522p
- AUGSPURGER C.K., 1980. Mass flowering of a tropical shrub (*Hybanthus prunifolius*) : influence on pollinator attraction and movement. *Evolution* 34 : 475-488.
- AVISE J.C., 1996. Introduction: The scope of conservation genetics. In *Conservation genetics: case histories from nature* eds. Avise, J.C. et J.L. Hamrick, :1-9. Chapman and Hall, New York. 512p.
- BAJPAI P.N., R.D. SINGH et R.K. SHUKLA, 1968. Studies on the floral biology of imli (*Tamarindus indica* Linn.). In *Agra University Journal of Research* 17 : 149-159. Department of Horticulture, Govt. Agricultural College, Kanpur.
- BARBAULT R. 1995. *Ecologie des peuplements : Structure et dynamique de la biodiversité* : chap.5 : Compétition pour les ressources et organisation des guildes : 82-121. Masson, Paris. 273p.
- BARETTA K.T., 1981. Wood anatomy of Leguminosae : Its relevance to taxonomy. In R. M. Polhill et P. H. Raven eds. *Advances in legume systematics*, Part 1. Pp 1-26. Royal Botanic Gardens, Kew. 425p.
- BARRETT S.C.H., 1988. The evolution, maintenance and loss of s.i. systems. In : *Plant reproductive ecology* : 98-124 eds. J. Lovett Doust et L. Lovett Doust, Oxford Univ. Press, Oxford. 202p.
- BÄRTELS A., 1994. *Guide des plantes tropicales : Plantes ornementales, plantes utiles, fruits exotiques* : Edition française, 315. Editions Eugen Ulmer, Paris. 384p.
- BAWA K.S., 1980a. Evolution of dioecy in flowering plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11 : 15-39.
- BAWA K.S., 1980b. Mimicry of male by female flowers and intrasexual competition for pollination in *Jacaratia dolichaula* (Caricaceae). *Evolution* 34 : 467-474.
- BAWA K.S., 1990. Plant-pollinator interactions in tropical rain forest. *Annual Review of Ecology and Systematics* 21 : 399-356.

- BAWA K.S., P.S. ASHTON et M.N. SALLEH, 1990.** Reproductive ecology of tropical forest plants : Management issues. In *Reproductive ecology of tropical forest plants*. ed. K.S. Bawa et M. Hadley. Parthenon, Carnforth (UK) and UNESCO, Kew.
- BAWA K.S. et J.H. BEACH, 1981.** Evolution of sexual systems in flowering plants. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 68 : 254-274.
- BAWA K.S. et D.P. BUCKLEY, 1989.** Seed ovule ratios, selective seed abortion and mating systems in Leguminosae. *Advances in legume biology*: 243-262. eds. C. Stirton et J.L. Zarucchi. Monogr. Syst. Bot. Missouri Botanic Gardens, Kew. 466p.
- BERNIER G., 1998.** La floraison. In *Physiologie végétale II : croissance et développement* : 427-495, ed. P. Mazliak. Hermann, Paris. 496p.
- BERTIN R.I., 1982.** Paternity and fruit production in trumpet creeper (*Campsis radicans*, Bignoniaceae) *American Journal of Botany* 119 : 694-709.
- BHATTACHARYA S., S. BAL, R.K. MUKHERJEE et S. BHATTACHARYA, 1994.** Functional properties of tamarind (*Tamarindus indica*) kernel protein. *Food Chemistry* 49 : 1-9.
- BIE S., P. KETNER, M. PAASE et C. GREERLING, 1998.** Woody plant phenology in West Africa savanna. *Journal of Biogeography* 25 : 883-900.
- BIERZYCHUDEK P., 1987.** Pollinators increase the cost of sex by avoiding female flowers. *Ecology* 68 : 444-447.
- BILLAND A. et H. DEFRAMOND, 1990.** Variabilité génétique d'*Acacia albida* (synonyme *Faidherbia albida*) en essais comparatifs de provenances au Burkina Faso. In *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*, 235-248. Groupe d'étude de l'arbre. Paris.
- BILLAND A. et B.O. DIALLO, 1991.** Amélioration des ligneux soudano-sahéliens. *Activités 1990-1991 - stratégies et perspectives*. 196p, MSSRS/CNRST, Ouagadougou, BF.
- BIRCH L.C., 1957.** The meanings of competition. *American Naturalist* 91 : 5-18.
- BONKOUNGOU G.E., M. DJIMDE, A.T. AYUK, I. ZOUNGRANA et Z. TCHOUNDJEU, 1998.** Taking stock of agroforestry in the Sahel- harvesting results for the future. End of phase report for SALWA: 1989-1996. Nairobi, Kenya.
- BORCHERT R. 1980.** Phenology and ecophysiology of tropical trees: *Erythrina poeppigiana* O.F Cook. *Ecology*, 61, 1065-74.



- BOSHIER D.H., 1994.** Méthode d'une étude sur la biologie de la reproduction et la génétique de *Cordia alliodora* (R \$ P) Oken. In Conservation des ressources génétiques dans l'aménagement des forêts tropicales : Principes et concepts. FAO 1994 : 81-86.
- BOSHIER D.H. et J.F. MESEN, 1989.** Breeding population of *Cordia alliodora* in breeding Tropical trees population structure and genetic improvement strategy in clonal and seedling forestry. Proceedings IUFRO working party, Pattaya, November 1988. In *Conservation des ressources génétiques dans l'aménagement des forêts tropicales. Principes et concepts* 107 :81-86.
- BOSTEIN D., R.L. WHITE, MH. SKOLNICK et R.W. DAVIS, 1980.** Construction of a genetic map in man using restriction fragment length polymorphisms. *American Journal of Human Genetic* 32: 314- 331.
- BOUSQUET J., L. SIMON et M. LAMONDE, 1990.** DNA amplification from vegetative and sexual tissue of trees using polymerase chain reaction. *Canadian Journal of Forestry Research* 20 : 254-257.
- BREWBAKER J.L., 1967.** The distribution and phylogenetic significance of binucleate and trinucleate pollen grains in the angiosperms. *American Journal of Botany*. 54. 1069-1083.
- BRODY A.K., 1997.** Effects of pollinators, herbivores and seed predators on flowering phenology. *Ecology* 78 :1624-1631.
- BROWN A.D.H., 1979.** Enzyme polymorphisms in plant populations. *Theoretical Population Biology* 15 : 1-42.
- CASPER B.B., et E.L. CHARNOV, 1982.** Sex allocation in heterostylous plants. *Journal of Theoretical Biology* 96 : 143-150.
- CHALMERS K.J. , R. WAUGH, J.I. SPRENT, A.J. SIMONSI et W. POWELL, 1992.** Detection of genetic variation between and within populations of *Gliricidia sepium* and *G. maculata* using RAPD markers. *Heredity* 69 : 465-472.
- CHAMBERLAIN J.R., 1998.** Isozyme variation in *Calliandra calothyrsus* (Leguminosae) : its implications for species delimitation and conservation. *American Journal of Botany* 85 : 37-47.
- CHARNOV E.L., 1979.** Simultaneous hermaphroditism and sexual selection. *Proceedings of the National Academy of Sciences. USA* 76 : 2480-2484.

- CHEVALLIER M. H., 1998.** Diversité génétique des arbres forestiers. In *vers une approche régionale des ressources génétiques forestières en Afrique Sub-Saharienne*. Actes du premier atelier de formation sur la conservation et l'utilisation durable des ressources génétiques forestières en Afrique de l'Ouest, en Afrique Centrale et Madagascar. Du 16-27 mars 1998. Centre National des semences forestières, Ouagadougou, Burkina Faso. eds. A.S. OUEDRAOGO et J.M. BOFFA. IPGRI.
- CHEVALLIER M.H., J.P. BRIZARD, I. DIALLO et J.M. LEBLANC, 1994.** Genetic diversity in the *Acacia senegal* complex. *Bois et Forêts des Tropiques* 240 : 5-12.
- CHOUDHARY, P. et CHOUDHARY S.S., 1988.** Karyotypic studies and trend of speciation in some species of Caesalpinaceae. *Journal of Cytology and Genetics*, 23: 183-189.
- CNRST, 1995.** Plan stratégique de la recherche au Burkina. MESSR, Ouagadougou, BF.
- COE M. et C. COE, 1987.** Large herbivores, acacias trees and bruchid beetles. *Society African Journal of Science*. 83: 624-635.
- CORBET S. et E. DELFOSSE. 1984.** Honeybees and the nectar of *Echium plantagineum* L. in southeastern Australia. *Australian Journal of Ecology* 9 : 125-139.
- CRUZAN M.B., 1989.** Pollen tubes attrition in *Erythronium grandiflora*. *American Journal of Botany* 76 : 562-570.
- DALZIEL J.M., 1937.** *The useful plants of West Tropical Africa*. London : Crown Agent for the Colonies. 612p.
- DAO M.C.E., 1993.** Contribution à l'amélioration génétique d'un fruitier sauvage à usages multiples : *Ziziphus mauritiana* Lam. Mémoire d'Ingénieur du Développement Rural. CNRST, Ouagadougou. 63p.
- DECLARATION DE RIO, 1992.** ONU.
- DELVIN B. et A.G. STEPHENSON, 1985.** Sex differential floral duration, nectar secretion and pollinator foraging in a protandrous species. *American Journal of Botany* 72 : 303-310.
- DEPOMMIER D., 1996.** Structure, Dynamique et Fonctionnement des Parcs à *Faidherbia albida* (Del.) A. Chev. : Caractérisation et incidence des facteurs Biophysiques et Anthropiques sur l'aménagement et le devenir des parcs de Dossi et Watinoma, Burkina Faso. Thèse de Doctorat de l'Université P. et M. Curie. Paris VI. 519p.



- DIALLO B.O., 1995.** Etude de la fructification et de la pollinisation chez *Genista scorpius* (Papilionacée). D.E.A. Evolution et Ecologie. Université Montpellier II. Science et Technique du Languedoc - Institut National de Paris-Grignon - Ecole Nationale Supérieure d'Agronomie de Montpellier. 22p.
- DICE L.R., 1945.** Measures of the amount of ecologic association between species. *Ecology* 26 : 297-302.
- DICKINSON W.C., 1981.** The evolutionary relationships of leguminosae. In : *Advances in Legume Systematics*. Part 1: 35-54 ed. R.M. Polhill, et P.H. Raven, 1981. Royal Botanic Gardens, Kew. 425p.
- DOLIGEZ A., 1996.** Evolution de la diversité génétique intra-population et de sa structure : Etude d'un modèle de simulation spatialisé en vue de la gestion des ressources génétiques forestières tropicales. Thèse de l'Institut National Agronomique Paris Grignon. 273P.
- DORAN J.C., J.W. TURNBULL, D.J. BOLAND et B.V. GUNN, 1983.** *Handbook on seeds of dry-zone Acacias*. FAO, Rome.
- DOYLE J.J. J.L. DOYLE, J.A. BALLENGER, E.E. DICKSON, T. KAJITA et H. OHASHI, 1997.** A phylogeny of the chloroplast gene RBCL in the Leguminosae : Taxonomic correlations and insights into the evolution of nodulation. *American Journal of Botany* 84 : 541-554.
- EBERHART, S.A. et W.A. RUSSEL, 1966.** Stability parameters for comparing varieties. *Crop Science* 6 : 36-40.
- ELLSTRAND S.W. et D.R. ELAIN, 1993.** Population genetic consequences of small population size : Implications for plant conservation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 24 : 217-242.
- EL-SIDDIG G.E. et P. LÜDDERS, 1999.** Tamarind (*Tamarindus indica* L.) : a review on a multipurpose-tree with promising future in Sudan. *Journal of Applied Botany - Angewandte Botanik* 73 : 202-205.
- ERNST W.H.O., D.J. TOLSMA et J.E. DECELLE, 1989.** Predation of seeds of *Acacia tortilis* by insects. *Oikos* 54: 294-300.
- FALK D.A. et K.E. HOLSINGER (eds), 1991.** *Genetics and conservation of rare plants*. Oxford University Press, New York.

**FAO, 1992.** Note d'information sur quelques sujets forestiers. 15 notes de 2 pages rédigées pour la conférence des Nations Unies sur l'environnement et le développement, Rio de Janeiro (Brésil), juin 1992. Département des forêts FAO, Rome (Italie) : La forêt habitat de la diversité biologique et lieu de conservation des ressources génétiques forestières. FAO/FORM fév. 1992.

**FAO, 1993.** *Développement des terres arides et lutte contre la désertification. Documentation de la FAO : 1975-1992.* FAO, Rome. 227p.

**FAO, 1996.** *Conservation des ressources génétiques dans l'aménagement des forêts tropicales. Principes et concepts.* Etude FAO, forêts 107. FAO, Rome. 101p.

**FAO, 1997.** *Aménagement des forêts naturelles des zones tropicales sèches.* Cahier FAO, conservation 32. FAO, Rome. 316p.

**FINLAY K.W. et G.N. WILKINSON, 1963.** The analysis of adaptation in plant breeding programs. *Australian Journal of Agricultural Research* 14 : 742-754.

**FRANKEL O.H., 1981.** Evolution in jeopardy; the role of nature reserves. In *Evolution and speciation*. eds. W.R. Atchley et D. Woodruff. Cambridge University Press, Cambridge (U.K.).

**FRANKIE G.W., S.B. VINSON, L.E. NEWSTROM, J.F. BARTHELL, W.A. HABER et J.K. FRANKIE, 1990.** Plant phenology, pollination ecology, pollinator behaviour and conservation of pollinators in neotropical dry forest. In *Reproductive ecology of tropical forest plants*. eds. K.S. Bawa. and M. Hadley 1990. *Man and the biosphere serie*. UNESCO, Paris.

**FRITSCH P. et L.H. RIESEBERG, 1996.** The use of Random Amplified polymorphic DNA (RAPD) in conservation genetics. In : *Molecular Approaches in conservation*. eds. T.B. Smith et R.K. Wayne : 54-142. Oxford University Press. New York.

**GAUTIER-HION A., 1990.** Interactions among fruit and vertebrate fruit-eaters in an African tropical rain forest. In : *Reproductive ecology of tropical forest plants*, Vol. 7 : 219-230. eds. K.S. Bawa et M. Hadley UNESCO, Paris.

**GAVIN MC G.C., 1992.** *Les insectes. Manuel pratique.* Laboratoire d'entomologie de EP. 90 du CNRS.

**GIFFARD P.L., 1974.** *L'arbre dans le paysage sénégalais. Sylviculture en zone tropicale sèche.* Dakar C.T.F.T. 431p.

**GIVNISH T.J., 1980.** Ecological constraints on the evolution of breeding systems in seed plants : Dioecy and dispersal in gymnosperms. *Evolution* 34: 959-972.



- GOLDINGAY R.L., S.M. CART, et R.J. WHELAN, 1991.** The importance of non flying mammals in pollination. *Oikos* 61 :79-89.
- GOTTLIEB L.D., 1977.** Electrophoretic evidence and plant systematics. *Annals of the Missouri Botanical Garden* 64 : 161-180.
- GRAHAM A. et G. BAKER, 1981.** Palynology and tribal classification in the Caesalpinioideae. In : *Advances in legume systematics*, Part 2. 801-834. eds. R.M. Polhill et P.H. Raven. Royal Botanic Gardens, Kew. 1049p.
- GRANT G., L.J. MORE, N.H. MCKENZIE, P.M. DORWARD, W.C. BUCHAN, L. TELEK et A. PUSZTAI, 1995.** Nutritional and haemagglutination properties of several tropical seeds. *Journal of Agricultural Science* 124 : 437-445
- GROLIER C., C. DEBIEN, M. DORNIER et M. REYNES, 1988.** Principales caractéristiques et voies de valorisation du tamarin. *Fruits* 53 : 271-280.
- GROUZIS M.L., 1991.** Phénologie de deux espèces ligneuses sahéliennes: aspects méthodologiques et influence des facteurs du milieu. In *physiologie des arbres et arbustes en zones Aride et Semi-Aride*. eds. A. Riedacker, E. Dreyer, C. Pafadnam, H. Joly et G. Bory. Groupe d'étude de l'arbre.
- GROUZIS M. et M. SICOT, 1980.** Méthode d'étude phénologique de populations d'espèces ligneuses sahéliennes. Influences de quelques facteurs écologiques. A.C.C., Lutte contre l'aridité dans l'Oudalan, (Haute Volta). DGRST/ORSTOM. Ouagadougou; Multigr. 11p.
- GROVEL R., 1993.** Le tamarinier *Tamarindus indica* L. (Caesalpiniciacées). *Flamboyant* 27 : 33-35.
- GUINKO S., 1984.** *La végétation de Haute Volta*. Tome 1 et 2. doctorat d'état es sciences Naturelles. Université de Bordeaux III. 318p.
- HADRYIS H., B. SCHIERWATER, S.L. DELLAPORTA, R. DESALLE et L.W. BUSS, 1992.** Determination of paternity in dragonflies by random amplified polymorphic DNA fingerprinting. *Molecular Ecology* 2 : 79-87.
- HAMRICK J.L., 1983.** The distribution of genetic variation within and among natural plant population. In *Genetics and conservation*, eds. C.M. Schonewald-Cox, S.M. Chambers, B.M Bryde, et W.L. Thomas: 335-348. Benjamin/Cummings, Menlo park, CA.
- HAMRICK J.L., et D.A. MURAWSKI, 1990.** The breeding structure of tropical tree populations. *Plant Species Biology* 5 : 157-165.

- HAMRICK J.L. et M.J.W. GODT, 1989.** Allozyme diversity in plant species. In *Plant population genetics, breeding and genetic resources*, eds. A.H.D. Brown, M.T. Clegg, A. L. Kahler, et B.S. Weir : 43-63. Sinauer, Sunderland, MA.
- HAMRICK J.L. et M.J.W. GODT, 1996.** Conservation genetics of endemic plant species. In *conservation genetics: case histories from nature*, ed. J.C. Avise et J.L. Hamrick: 281-334. Chapman and Hall. New York. 512p.
- HAMRICK J.L., M.J GODT et S.L. SHERMAN-BROYLES, 1992.** Factors influencing levels of genetic diversity in woody plant species. *New Forests* 6 : 95-124.
- HARRIER L.A., WHITTY, P.W., SUTHERLAND, J.M., SPRENT, J.I., 1997.** Phenetic investigation of non-nodulating African species of *Acacia* (Leguminosae) using morphological and molecular markers. *Plant Systematics and Evolution* 205 : 27-51.
- HARRIS S.A., E.C. HUGHES, R. INGRAM et R.J. ABBOTT, 1994.** A phylogenetic analysis of *Leucaena* (Leguminosae : Mimosoideae). *Plant Systematics and Evolution* 191 : 1-26.
- HAUSER E.J.P. et J.H. MORRISON, 1964.** The cytochemical reduction of nitro blue tetrazolium as an index of pollen viability. *American Journal of Botany*. 51 : 746-752.
- HAVELY G., 1974.** Effects of gazelles and seed beetles (bruchidae) on germination and establishment of *Acacia* species. *Israël Journal of Botany* 23: 120-126.
- HAWKINS J.A. et S.A. HARRIS, 1998.** RAPD characterisation of two neotropical hybrid legumes. *Plant Systematics and Evolution* 213 : 45- 55.
- HEBERT Y. et P. VINCOURT, 1985.** Mesures de la divergence génétique. Distances calculées sur les critères biométriques. In *les distances génétiques : Estimations et applications*, eds. M. Lefort-Buson et D. de Vienne. Institut National de la Recherche Agronomique, Paris. 181p.
- HERENDEEN P.S. et W.L. CREPET et D.L. DILCHER, 1992.** The fossil history of Leguminosae: phylogenetic and biogeographic implications. In *Advances in legume systematics : part 4, the fossil record* : 303-313. eds. P.S. Herendeen et D.L. Dilcher. The Royal Botanic Garden, Kew. 275p.
- HERTEL H. et V. SCHNECK, 1999.** Genetic and phenotypical variation of scots pine (*Pinus sylvestris* L.) populations due to seed origin and environmental conditions at experimental site. *Forest Genetics* 6 : 65-72.
- HESLOP-HARRISON J., Y. HESLOP-HARRISON et K.R. SHIVANNA, 1984.** The evaluation of pollen quality, and a further appraisal of the fluorochromatic (FCR) test procedure. *Theoretical and Applied Genetics* 67: 367-375.



- HODGE S.K. et W.S. DVORAK, 1999.** Genetic parameters and provenances variation of *Pinus tecunumanu* in 78 international trials. *Forest Genetics* 6 : 157-180.
- HOOKE J.D., 1879.** *Flora of British India. Sabiaceae to Cornaceae*. Vol. 2. L. Reeve & Co, Ashford, Kent.
- HOSSAERT M., 1988.** Des fleurs comment et à quoi bon ! Données et réflexion sur la reproduction sexuée de deux espèces pérennes affines à propagation végétative : *Lathyrus latifolius* et *Lathyrus Sylvestris*. (Légumineuses : Papilionaceae). Thèse d'état ès-Science Université de Pau et des pays de l'Adour. 360p.
- HUTCHINSON J., 1964.** *The genera of flowering plants*. Vol. 1. Oxford University Press, Oxford.
- HUTCHINSON J. et J.M. DALZIEL, 1958.** *Flora of west Tropical Africa. Second Edition* : revised by Keay R. W. J. Vol. Part II, Crown Agents for Oversea Governments and Administrations, London. 499p.
- IBRAHIM N.A., S.E. EL-GENGAIHI, A. EL-HAMIDI, S.A.E. BASHANDY et K.P. SVOBODA, 1995.** Chemical and biological evaluation of *Tamarindus indica* L. Fruit growing in Sudan. International symposium on medicinal and aromatic plants, XXIV international Horticultural Congress, Kyoto, Japan 21-27 Aug.1994. *Acta-Horticulturae* 390 : 51-57.
- ICRAF, 1994.** Les parcs agroforestiers en zones semi-arides d'Afrique de l'Ouest. Conclusion d'un symposium International sur les Parcs 25-27 oct. 1993, Ouagadougou, Burkina Faso, ICRAF-SALWA. 22p.
- INOUE D.W., et A.D. MC GUIRE, 1991.** Effects of snowpack on timing and abundance of flowering in *Delphinium nelsonii* (Ranunculaceae). Implications for climate change. *American Journal of Botany* 78 : 997-1001.
- JACCARD P., 1908.** Etude comparative de la distribution florale dans une population des Alpes et du Jura. *Bulletin de la Société Vaudoise des Sciences Naturelles* 37 : 547-579.
- JAHIEL M. et L. FORTIN, 1991.** La double fécondation du palmier dattier dans le Sud-Est du Niger. In *Physiologie des arbres et arbustes en zones arides et semi-arides*. 365-372. Groupe d'étude de l'arbre, Paris.
- JANZEN D. H., 1967.** Synchronisation of sexual reproduction of trees within the dry season in Central America. *Evolution* 21 : 620-637.
- JANZEN D.H., 1971.** Seed predation by animals. *Annual Review of Ecology and Systematics* 2 : 465-492.

- JANZEN D.H. 1974.** Tropical black water rivers, animals and mast fruiting by the Dipterocarpaceae. *Biotropica* 6 : 69-103.
- JOLY H.I. , M. ZEH-NLO, P. DANTHU et C. AYGALANT, 1992.** Population genetics of an African acacia, *Acacia albida*. I. Genetic diversity of populations from west Africa. *Australian Journal of Botany* 40 : 59-73.
- KAY Q.O., 1988.** Ultraviolet patterning and ultraviolet absorbing pigments in flowers of Leguminosae. In *Advances in legume systematics* part 3: 317-347 ed. C. Stirton. Royal Botanic Garden, Kew. 466p.
- KEIL M. et A.R. GRIFFIN, 1994.** Use of random amplified polymorphic DNA (RAPD) markers in the discrimination and verification of genotypes in *Eucalyptus*. *Theoretical and Applied Genetics* 89 : 442-450.
- KERKARO J. et ADAM J.C., 1974.** *La pharmacopée sénégalaise traditionnelle. Plantes médicinales et toxiques*, 557-560. Vigot et frères, Paris.
- KEVAN, P. G., 1990.** How large bees, *Bombus* and *Xylocopa* (Apoidea, Hymenoptera) forage on trees: Optimality and patterns of movements in temperate and tropical climates. *Ethology, Ecology, Evolution* 2 : 233-242.
- KEVAN P.G. et H.G. BAKER, 1983.** Insects as flower visitors and pollinators. *Annual Review of Entomologist* 28 : 407-453.
- KUNDU S.K. , Q.N. ISLAM, G.J.S.K. EMMANUEL et P.M.A. TIGERSTEDT, 1998.** Observation on genotype x environment interactions and stability in the international neem (*Azadirachta indica* A. Juss) provenance trials in Bangladesh and India. *Forest genetics* 5 : 35-96.
- KWESIGA F. et J.A. MAGHENBE, 1991.** Performance of fifteen provenances of *Gliricidia sepium* in eastern Zambia. Special Issue : Agroforestry research in the African miombo ecozone. *Proceedings of regional conference on agroforestry research in the African miombo ecozone held in Lilongwe, Malawi, 16-22 June 1991*. Zambia/ICRAF Agroforestry Project, Msekera Regional research station, Chipata, Zambia.
- LAMONT B., 1982.** The reproductive biology of *Grevillea leucopteris* (Proteaceae), including reference to its glandular hairs and colonizing potential. *Flora* 172: 1-20.
- LAMPREY H.F., G. HALEVY et S. MATACHAKA, 1974.** Interactions between acacias, bruchid seed beetles and large herbivores. *East African Wildlife Journal* 12 : 81-85.
- LANDE R., 1988.** Genetics and demography in biological conservation. *Science* 241 : 1455-1460.



- LANDE R., et D.W. SCHEMSKE, 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. I. Genetic models. *Evolution* 39 : 24-40.
- LARSEN K., 1982. Incompatibility, pseudo-compatibility and preferential fertilization in *beta vulgaris* l. In pollen : Biology and implications for plant breeding, 205-210. ed. D.L. Mulcahy et E. Ottaviano. Elsevier Science Publishing company, New York.
- LE THOMAS A., L.C.D. DARCHEN et B.R. DARCHEN, 1987. Analyse comparative des ressources polliniques et des stratégies de butinage de trois espèces de trigones s.l. en Côte d'Ivoire. *Pathologie, Ecologie, Paléoécologie*. Actes du Xème symposium de l'association des palynologues de langue française. Institut Français de Pondichery, Inde.
- LEBOT V., 1996. Genetic improvement of exotic broadleaved species in Madagascar. *Bois et forêts des tropiques* 247 : 21-36.
- LEDUC N., G.C. DOUGLAS, M. MONNIER, et V. CONNOLLY, 1990. Pollination in vitro: effects on growth of pollen tubes, seed set and gametophytic self-incompatibility in *Trifolium pratense* L. and *T. repens* L. *Theoretical and Applied Genetics* 80 : 657-664. [72, 151].
- LEFEVRE J.C., 1971. Revue de littérature sur le tamarinier. *Fruits* 26 : 687-695.
- LEGAY J.M. et F.A. DEBOUZIE, 1985. *Introduction à la biologie des populations*. Masson, Paris. 512p.
- LEPPIK E.E., 1956. The form and function of numeral patterns in flowers. *American Journal of Botany* 43 : 445-455.
- LETOUZEY A., 1982. *Manuel de botanique forestière. Afrique tropicale* : 3 vol. CTFT, Nogent sur Marne, Paris. 864p.
- LINDSEY A.H., 1982. Floral phenology patterns and breeding systems in *Thaspium* and *Zizia* (Apiaceae). *Systematic Botany* 7 : 1-12.
- LLOYD D.G., 1979. Parental strategies of angiosperms. *New Zealand Journal of Botany* 17 : 595-606.
- LOESCHCKE V., J. TOMIUK, et S.K. JAIN, 1994. Introductory remarks : genetics and conservation biology. In *Conservation genetics* eds. J.T. Loschcke et S.K. Jain: 3-8, Birkhäuser Verlag, Basel, Suisse.
- LOUBRY D., 1994. Déterminisme du comportement phénologique des arbres en forêt tropicale humide de la Guyane française. Thèse de Doctorat de l'Université de Paris VI. 394p.

- LOVELESS M.D., 1992.** Isozyme variation in tropical trees: patterns of genetic organization. *New Forests* 6 : 67-94.
- LOVELESS M.D. et J.L. HAMRICK, 1984.** Ecological determinants of genetic structure in plant populations. *Annual Review of Ecology and Systematics* 15 : 65-95.
- LUMEN B.O., R. BECKER et P.S. REYES, 1986.** Legumes and cereal comparison with a methionine/ cysteine contents. *Journal of Agricultural and Food Chemistry* 34 : 361-364.
- LYNCH M., 1996.** A quantitative-genetic perspective on conservation issues. In *Conservation Genetics: Case histories from nature* eds. Avise, J.C. et J.L. Hamrick: 471-501. Chapman and Hall. New York, NY.
- MARTIN F.W., 1958.** Staining and observing pollen tubes by means of fluorescence. *Stain Technology* 34 : 436-437.
- MATEO C.D., E.F. LANDICHO, C.P. MAALA, A.A.B. MATEO et E.Z.V. VILACORTE, 1992.** Herbal medicine in livestock and poultry production. In *proceedings 8 th Congress of the federation of Asian Veterinary Association, 21-25 November 1992, Manila, Philippines*, 783-792. Philippines Veterinary Medicinal Association. Quezon City, Philippines.
- MAYDELL H.J. VON, 1990.** Arbres et arbustes du Sahel. Leurs caractéristiques et leurs utilisations. Version française pp 359-364. G.T.Z., Eschborn. 531p.
- MOMOSE K., T. YUMOTO, T. NAGAMITSU, M. KATO, H. NAGAMASU, S. SHOKO, R.D. HARRISON, T. ITIOKA, A.A. HAMID et T. INOUE, 1998.** Pollination Biology in lowland Dipterocarp forest in Sarawak, Malaysia : Characteristics of the plant-pollinator community in lowland dipterocarp forest. *American Journal of Botany* 85 : 1477-1501.
- MENAUT J.C., 1983.** The vegetation of African savannas. In *Tropical savannas*: 109-149. ed. F. Bourlière. Elsevier, Amsterdam.
- MORTON J., 1987.** *Tamarindus* Pp115-121. In *fruits of warm climates*. Julia F. Morton, Miami, Floride, Etats -Unis.
- MULCAHY D.L. et D. CAPORELLO, 1970.** The pollen flow within a tristylous species: *Lythrum salicaria*. *American Journal of Botany* 57 : 1027-1030.
- NAGARAJAN B., A. NICODEMUS, A.K. MANDAL, R.K. VERMA, K. GIREESAN et N.P. MAHADEVAN, 1997.** Phenology and controlled pollination study in Tamarind. *Silvae Genetica* 47 : 237-241.



- NAMKOONG G., 1991. Conservation and protection of ecosystems and genetic resources. *Proceedings of the 10th World Forestry Congress Review; For française, hors série n° 6*.
- NESBITT K.A., B.M. POTTS, R.E. VAILLANCOURT, A.K. WEST et J.B. REID, 1995. Partitioning and distribution of RAPD variation in a forest tree species, *Eucalyptus globulus* (Myrtaceae). *Heredity* 74 : 628-637.
- NETTANCOURT D. DE., 1977. *Incompatibility in angiosperms*. Springer Verlag, New York, New York, USA. 236p.
- NOUVELLET Y., 1992. Evolution d'un taillis de formation naturelle en zone soudanienne du Burkina Faso. Thèse Université P. et M. Curie, Paris VI. 356p.
- NOUVELLET Y., J. FRIES, R. BELLEFONTAINE et L. SAWADOGO 1995. Recherche sylvicoles relatives à l'aménagement des forêts sèches. in Caring for the forest research in a changing word. IUFRO, XX Congrès Mondial, 6-12 août 1995. congress Tampere report.
- OLIVER D., 1871. *Flora of Tropical Africa* Vol. 2 : pp273. L. Reeve & Co. London.
- OLSON M., L. HOOD, C. CANTOR et D. BOSTEIN, 1989. A common language for the physical mapping of the human genome. *Science* 248 : 1434-1435.
- ORITA M., H. IWAHANA, H. KANAZAWA, K. HAYASHI et T. SEKIYA, 1989. Detection of polymorphisms of human DNA by gel electrophoresis as single-strand conformation polymorphisms. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 87 : 593-597.
- PANIGRHI S., B. BLAND et P.M. CARLAW, 1989. The nutritive value of tamarind seeds for broiler chicks. *Animal Feed Science and Technology* 22 : 285-293.
- PEARCE D. et D. MORAN, 1998. The economics of biological diversity conservation. In *Conservation biology*: 384-409. 2<sup>nd</sup> edition, ed. P.L. Fiedler et P.M. Kareiva. Chapman and Hall New York, NY. 533p.
- PERRIER X., 1998. Analyse de la diversité génétique : mesures de dissimilarité et représentations arborées. Thèse de 3<sup>ème</sup> cycle. Université Montpellier II. 192p.
- PIOT J., J.P. NEBOUT, R. NANOT et B. TOUTAINT, 1980. Utilisation des ligneux Sahéliens par les herbivores domestiques. Etude quantitative dans la zone sud de la mare d'Oursi, CTFT, EMVT, Haute-Volta. 216p.
- PLEASANTS J.M., et S.J. CHAPLIN, 1983. Nectar production rates of *Asclepias quadrifolia*. Causes and consequences of individual variation. *Oecologia* 59 : 232-238.

- POLHILL R.M., P.H. RAVEN et C.H. STIRTON, 1981.** Evolution and systematics of the Leguminosae. In *Advances in legume systematics*, Part 1. pp 1-26. eds. R.M. POLHILL et P.H. RAVEN. Royal Botanic Gardens, Kew. 425p.
- POLHILL R.M. et P.H. RAVEN, 1981.** Biogeography of Leguminosae. In *Advances in legume systematics*, Part 1. Pp 27-34. eds. R.M. POLHILL and P.H. RAVEN. Royal Botanic Gardens, Kew. 425p.
- POUPON H., 1976.** La biomasse et l'évolution de sa répartition au cours de la croissance d'*Acacia senegal* dans une savane sahélienne (Sénégal). *Bois et Forêts des Tropiques* 166 : 23-28.
- POUPON J. et G. CHAUVIN, 1983.** *Les arbres de la Martinique*. Office National des Forêts. Direction Régionale pour la Martinique : 250-251.
- RADHAMANI A., A. NICODEMUS, B. NARAJAN et K.N. SUBRAMANIAN, 1993.** Reproductive biology and breeding system studies in *Tamarindus indica* L. In *Pollination in Tropics*. eds. G.K. Veeresh, R.U. Shaanker et K.N. Ganeshaiah. 33-35. International Union for The study of social insects, India Chapter. Bangalore, India.
- RAYMOND C.A., P.W. VOLKER et E.R. WILLIAMS, 1997.** Provenance variation, genotype by environment interactions and age-age correlations for *Eucalyptus regnans* on nine sites in south eastern Australia. *Forest genetics* 4 : 235-251.
- REICH P.B. et R. BORCHERT, 1982.** Phenology and ecophysiology of the tropical tree, *Tabebuia neochrysantha* (Bignoniaceae). *Ecology* 63 : 294-299.
- RICHARDSON T.E. , et A.G. STEPHENSON, 1991.** Effect of parentage, prior fruit set and pollen load on fruit and seed production in *Campanula americana*. *Oecologia* 87 : 80-85.
- RIGGS L.A, 1990.** Conserving genetic resources on-site in forest ecosystems. *Forest Ecology and Management* 35 : 45-68.
- ROACH D.A. et R.D. WULFF, 1987.** Maternal effects in plant. *Annual Review of Ecology and Systematics* 18 : 209-235.
- ROHLF F.J., 1992.** *NTSYS-pc Numerical Taxonomy and Multivariate Analysis System*. Version 1.70. Exeter Software, Setauket, State University of New York, Stony Brook, NY.
- ROUBIK D.W., 1979.** Africanized honey bees, stingless bees, and the structure of tropical plant-pollinator communities. Proceedings of the Ivth International Symposium on pollination, *Agriculture Experiment Station Miscellaneous Publication* 1: 403-417. Annapolis, Maryland.



- RUDRAVARAPU S. et L. GOLLMUDI, 1993. Lipid classes, fatty acids and tocopherols of leaves of six edible plant species. *Food Chemistry* 41 : 61-63.
- SAKAI S., M. KATO et T. INOUE, 1999. Three pollination guilds and variation in floral characteristics of Bornean Gingers (Zingiberaceae and Costaceae). *American Journal of Botany* 86 : 646-658.
- SANTI F. et M. LEMOINE, 1990. Genetic markers for *Prunus avium* L. Clonal identifications and discrimination from *P. cerasus* and *P. cerasus* x *P. avium*. *Annales des Sciences Forestières* 47 : 219-227.
- SANTONI S., P. FAIVRE-RAMPANT, E. PRADO et D. PRAT, 2000. Marqueurs moléculaires pour l'analyse des ressources génétiques et l'amélioration des plantes. *Cahiers Agricultures* 9 : 311-327.
- SCHEMSKE D.W. 1981. Floral convergence and pollinator sharing in two bee-pollinated tropical herbs. *Ecology* 62 : 946-945.
- SCHEMSKE D.W. et W. LANDE, 1985. The evolution of self-fertilization and inbreeding depression in plants. II. Empirical observations. *Evolution* 39 : 41-52.
- SCHEMSKE D.W., B.C. HUSBAND, M.H. RUCKELHAUS, C. GOODWILLER, I.M. PARKER et J.G. BISHOP, 1994. Evaluating approaches to the conservation of rare and endangered plants. *Ecology* 75 : 585-606.
- SCHEMSKE D.W., M.E. WILLSON, M.N. MELAMPY, I.J. MILLER, L. VERNER, K.M. SCHEMSKE, et L.B. BEST, 1978. Flowering ecology of some spring woodland herbs. *Ecology* 59 : 351-366.
- SCHMIDT R., 1987. Où en est l'aménagement des forêts tropicales humides? *Unasylva* 156 : 2-10.
- SCHMITT J., 1983. Individual flowering phenology, plant size, and reproductive success in *Linanthus androsaceus*, a California annual. *Oecologia* 59 : 135-140.
- SCHOEN D.J., 1977. Floral biology of *Diervilla lonicera* (Caprifoliaceae). *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 116 : 25-65.
- SCHROEDER C.A., 1943. Hand pollination studies on the cherimoya. *Proceedings of American Society and Horticultural Science* 43: 39-41.
- SCOTT A., 1995. The influence of nectar production on hawkmoth behaviour, self pollination, and seed production in *Mirabilis multiflora* (Nyctaginaceae). *American Journal of Botany* 82 : 197-204.
- SEAVEY, S.R. et K.S. BAWA, 1986. Late-action self-incompatibility in angiosperms. *Botanical Review* 52 : 195-219.

- SEDGLEY M. et A.R. GRIFFIN, 1989.** *Sexual reproduction of tree crops*. Academic Press, London, England.
- SHIVANNA K.R. et S.J. OWENS, 1987.** Pollen-pistil interactions (Papilionoideae). In *Advances in Legume Biology* 29 : 157-182. eds. C. Stirton et J.L. Zarucchi, Monographie in Systematic of Missouri Botanical Garden, Kew. 841p.
- SHUKLA G.K., 1972.** Some statistical aspects of partitioning genotype-environmental components of variability. *Heredity* 29 : 237-345.
- SOKAL R.R. et C.D. MICHENER, 1958.** A statistical method for evaluating systematic relationships. *Kansas University Science Bulletin* 38 : 1409-1438.
- SOKAL R.R. et P.H.A. SNEATH, 1963.** *Principles of Numerical Taxonomy*. W. H. Freeman, San Francisco. USA.
- SPENCER J.L., et W.C. KENNARD, 1955.** Studies on mango (*Mangifera indica* L.) Fruit set in Puerto Rico. *Tropical Agriculture* 32 : 323-330.
- STANLEY R.G. et H.E. LINSKENS, 1974.** *Pollen : biology, biochemistry and management*. Springer Verlag, New York, USA.
- STARTTON D.A., 1989.** Competition prolongs expression of maternal effects in seedlings of *Erigeron annuus* (Asteraceae). *American Journal of Botany* 76 : 1646-1653.
- STEPHENSON A.G., 1979.** An evolutionary examination of floral display of *Catalpa speciosa* (Bignoniaceae). *Evolution* 33 : 1200-1209.
- STEPHENSON A.G., 1981.** Flower and fruit abortion: proximate causes and ultimate functions. *Annual Review of Ecology and Systematics* 12 : 253-279.
- STONE J.L., J.D. THOMSON, et S.J. DENT-ACOSTA, 1995.** Assessment of pollen viability in hand-pollination experiments : review. *American Journal of Botany* 82 : 1186-1197.
- STRONG D.R., J.H. LAWTON, et R. SOUTHWOOD, 1984.** *Insects on plants. Community patterns and mechanisms*. Blackwell Sc. Publ., Oxford, pp313.
- SWAMINATHAN M.H. et D.S RAVINDRAU, 1989.** Vegetative propagation of fruit yielding tree species. *My Forest* 25 : 357-360.
- SWEET G.B., 1973.** Shedding of reproductive structures in forest trees. In *Shedding of plant parts*. ed. Kozlowski T. T. : 341-382. Academic Press, New York.
- TERBORGH J., 1990.** Seed and fruit dispersal-commentary. In K.S. Bawa et Hadley. Ed. *Reproductive ecology of tropical forest plants*, Vol 7:181-190. UNESCO, Paris.



- THIMMARAJU K.R., V. BHASKAR et K. USHA, 1988.** Pollen-limited seed set in pods of Tamarind (*Tamarindus indica* L.) In *Annales des sciences forestières*. Forest tree Physiology. Proceedings of the international symposium 25-30 septembre, 1988 Nancy, France ed. E. Dreyer et al. INRA.
- THOMPSON J.N., 1982.** *Interaction and coevolution*. Wiley, New York. USA.
- TILMAN D., 1982.** *Resource competition and community structure*. Princeton University Press, Princeton New Jersey. 296p.
- TOBOLSKI J.J. et R.D. KEMERY, 1992.** Identification of red maple cultivars by isoenzyme analysis. *Hort science* 27 : 169-171.
- TYBIRK K., 1991.** *Régénération des légumineuses du Sahel*. Bota. Inst. Aarhus Université. 86p.
- VANDENBELT R.J., 1991.** Rooting systems of western and southern African *Faidherbia albida* (Del) A. Cev. (Synonyme *Acacia albida* Del.) . a comparative analysis with biogeographic implications. *Agroforestry Systems* 14 : 233-244.
- WARTENBERG D., S. FERSON, et F.J. ROHLF, 1987.** Putting things in order: a critique of detrended correspondence analysis. *American Naturalist* 129 : 434-448.
- WASER N.M., 1978.** Competition for hummingbird pollination and sequential flowering in two colorado wildflowers. *Ecology* 59 : 934-944.
- WASER N.M., 1979.** Pollinator availability as a determinant of flowering time in ocotillo (*Fouquieria splendens*). *Oecologia* 39 : 107-121.
- WASER N.M., et M.V. PRICE., 1982.** A comparison of pollen and fluorescence dye carry-over by natural pollinators of *Ipomopsis aggregata* (Polemoniaceae). *Ecology* 63: 1168-1172.
- WEBB C.J., 1981.** Andromonoecism, protandry, and sexual selection in Umbelliferae. *New Zeland Journal of Botany* 19 : 335-338.
- WILCOVE D.S., M. MCMILLAN et K.C. WINSTON, 1993.** What exactly is an endangered species? An analysis of the endangered species list, 1985-91. *Conservation Biology* 7 : 87-93.
- WILLIAMS J.G.K, A.R. KUBELIK, K.J. LIVAK, J.A. RAFALSKI et S.V. TINGEY, 1990.** DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. *Nucleic Acids Research* 18 : 6531-6535.
- WILLSON M.F., 1982.** Sexual selection and dicliny in angiosperms. *American Naturalist* 119 : 579-583.

- WILLSON M.F. et M.V. PRICE, 1977.** The evolution of the floral display in *Asclepias* (Asclepiadaceae). *Evolution* 31 : 495-511.
- WILLSON M.F. et D.W. SCHEMSKE, 1980.** Pollinator limitation, fruit production, and floral display in pawpaw (*Asimina triloba*), *Bulletin of the Torrey Botanical Club* 107 : 401-408.
- WRICKE G., 1962.** Über eine Methode zur Erfassung der ökologischen Streubreite in Feldversuchen. *Zeitschrift für Pflanzenzüchtung* 47 : 92-96.
- WRIGHT S., 1951.** The genetical structure of populations. *Annals of Eugenics* 15 : 323-354.
- WRIGHT S.J. et F.H. CORNEJO, 1990.** Seasonal drought and the timing of flowering and leaf fall in a neotropical forest. In *Reproductive ecology of tropical forest plants*. Eds. Bawa K.S. et M. Hadley 1990. UNESCO, Paris.
- WUNDERLIN R.P., 1992.** *Guide to the vascular plants of central Florida*. University Press of Florida, Tampa St Petersburg. 226p.
- YING C.C., 1997.** Effects on site, provenance and provenance and site interaction in Sitka spruce in Coastal British Columbia. *Forest genetics* 4 : 99-112.
- ZABEAU M. et P. VOS, 1993.** Selective restriction fragment amplification : a general method for DNA fingerprinting. *European Patent Application* 92402629.7 (1993).
- ZEHNLO M., 1992.** Gestion des ressources génétiques de *Faidherbia albida* (Del.) Chev. Synonyme *Acacia albida* (Del): Etude de paramètres de contrôle des flux de gènes intra-population. Thèse ENGREF-Centre de Nancy. 167p.
- ZEHNLO M. et H.I. JOLY, 1992.** First observations on the phenology of *Acacia albida*: study of a population in northern Cameroon. In *Faidherbia albida* in west African semi-arid tropics: proceedings of a workshop: 22-26. April 1991, Niamey. ed. By Vandenbelt R J. ICRISAT, Patacheru/ICRAF, Nairobi, Kenya.



## ANNEXES

### Annexe III.1.1

b1	b2	b3	b4	b5	b6	b7	b8	b9	b10	b11	b12	b13	b14	b15	b16	b17	b18	b19	b20	b21	b22	b23	b24	b25
9	9	8	7	4	9	5	2	7	1	4	3	2	5	1	5	8	5	9	1	4	9	2	3	7
7	6	2	5	3	8	9	3	2	3	6	7	7	4	8	2	2	2	2	7	9	6	8	9	9
2	8	6	8	5	7	8	6	1	4	7	8	9	8	3	6	9	3	7	4	5	2	7	1	3
4	4	7	9	9	4	3	5	3	9	5	9	4	9	7	4	5	1	6	9	7	7	3	5	8
8	5	1	1	1	2	1	9	8	2	8	4	3	1	6	9	3	7	4	5	3	1	5	6	4
1	2	4	6	6	5	4	8	4	5	1	2	1	7	2	3	6	4	3	2	8	3	6	8	5
5	3	9	3	2	1	6	4	9	6	9	6	6	3	5	8	7	9	5	8	6	4	4	4	6
6	7	3	4	7	6	2	1	6	8	3	1	8	2	4	7	4	6	1	6	1	8	1	7	2
b26	b27	b28	b29	b30	b31	b32	b33	b34	b35	b36	b37	b38	b39	b40										
7	8	5	8	1	8	2	9	1	6	6	9	8	8	6	P1									
4	5	6	7	7	9	5	1	6	9	7	5	6	9	7	P2									
3	9	1	4	4	7	7	3	5	7	5	7	2	7	2	P3									
5	3	2	9	2	5	8	7	8	8	3	8	1	6	9	P4									
1	1	8	1	8	6	6	4	4	4	8	2	3	4	1	P5									
6	6	7	2	3	4	9	2	3	1	4	1	5	1	3	P6									
2	2	9	3	6	3	3	6	2	3	9	6	9	2	5	P7									
9	4	3	6	9	2	1	8	7	2	1	4	7	5	4	P8									
8	7	4	5	5	1	4	5	9	5	2	3	4	3	8	P9									

Titre de l'essai : Essai de provenance de *Tamarindus indica* (Dindéresso)

Dispositif : Monoarbre randomisé

Répétition : 40 blocs

Ecartement : 4m x 4m

Placeau : 9 plants/ parcelle unitaire

Date de plantation : 13 juillet 1990

Liste des provenances

- 1: Kodiena (Burkina)
- 2 : Diepbergou (Burkina)
- 3 : Manni (Burkina)
- 4 : Nazinon (Burkina)
- 5 : Réunion
- 6 : Keur-Mactar (Sénégal)
- 7 : Gédé : (Kenya)
- 8 : Kibwezi (Kenya)
- 9 : Kitui (Kenya)



## Annexe II.3.1

### PROTOCOLE DE FIXATION, COLORATION ET OBSERVATION DE TUBES POLLINIQUES *IN VITRO* PAR EPIFLORESCENCE AU BLEU D'ANILINE

C'est la technique la plus largement utilisée, depuis plus de 25 ans. Le principe est le suivant : en se développant dans le style, les tubes polliniques de nombreuses espèces déposent régulièrement des bouchons de callose, séparant ainsi l'extrémité contenant le cytoplasme du tube vide au-dessus. Le bleu d'aniline se fixe sur la callose préférentiellement. Une teinture de bleu d'aniline à pH 6-7 fluoresce sous la lumière ultraviolette.

De nombreuses techniques et variantes existent comprennent les étapes de fixation, d'amollissement, de coloration et de visualisation sous épifluorescence.

**Source:** *Techniques for pollination Biologists* by C.A. Kearns and D.W. Inouye ; Martine Hossaert-McKey et Chantal Debain (CEFE, utilisation sur le Figuier et le genêt scorpion en 1995, sur *Phillyrea* et *Olea* en 1995)

## TECHNIQUES

### FIXATION

La fixation bloque la croissance des tubes polliniques et permet la conservation des échantillons dans de bonnes conditions.

Après la pollinisation les fleurs sont récoltées (le temps optimal est à définir pour chaque espèce), fixées puis colorées. Si les grandes fleurs ne conservent que le pistil.

Une fleur est déposée dans un petit tube, contenant du fixateur, marqué au préalable.

Une fois les fleurs récoltées et fixées, les tubes (godets Elkay) sont placés au réfrigérateur. Les fleurs peuvent ainsi se conserver longtemps (plusieurs mois).

***Pour un travail dans de meilleures conditions (les fixateurs sont toxiques) il est possible de transférer les fleurs dans l'éthanol à 70% après 24 heures de fixation.***

### COLORATION

Une fois le fixateur vidé les fleurs sont rincées trois fois à l'eau distillée avec une pipette pasteur, et laissées quelques minutes dans l'eau.

Pour les pistils entiers, les styles et les ovaires longs et/ou épais, il est préférable de les couper.

Les fleurs sont égouttées, placées dans des tubes eppendorf, couvertes de 1 à 2 ml de colorant Z. Les tubes sont ensuite placés au bain-marie à 65°.

Le temps est à définir pour chaque espèce. (pour tamarinier)

Ex. : 40 mm pour les fleurs laissées plus d'un mois dans le fixateur.

Les fleurs sont disséquées à la loupe binoculaire avec deux pinces fines : la corolle, le calice et le pétiole sont retirés, le pistil seul est placé entre lame et lamelles\* dans une goutte de bleu d'aniline, et doucement écrasé afin de mieux dégager les tubes polliniques.

***Quelques minutes dans le bleu d'aniline renforce la fluorescence. Si la fluorescence est suffisante les pistils peuvent être observés dans du glycérol (non toxiques).***

\* Les lamelles sont serties avec du vernis à ongle transparent (bon marché et ne se fendille pas).

Les lames sont conservées au réfrigérateur à l'abri de la lumière

## SOLUTIONS

Différentes solutions peuvent être utilisées. Celles que nous avons utilisées pour le tamarinier sont écrites en caractères gras.

La majorité des produits utilisés sont toxiques ou irritants. Ils seront indiqués par ☹ ; manipulez donc avec précaution et utilisez des gants.

## FIXATEURS

FAA☹ :

	volumes	volumes	volumes
<b>formaldéhyde à 40%</b>	1	1	1
<b>acide acétique glacial</b>	2	2	1
<b>alcool à 70°</b>	7	8	éthanol 50% 18

## ALCOOL ACETIQUE ☹

Fixation de 1 à 24 h

Acide acétique 1 Vol

Ethanol absolu 3 Vol

## CARNOY SOLUTION ☹

Acide acétique glacial 1 Vol

Chloroforme 3 Vol

Ethanol absolu 6 Vol

## ETHANOL

Ethanol à 70%

## COLORANTS :

STOCK DE BLEU D'ANILINE 1% ☹ dans de l'eau

## BLEU D'ANILINE ☹

**Bleu d'aniline à 0,2% dans l'eau** 1 Vol

**K<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> 0,2 M** 1 Vol

## COLORANTS Z ☹

ex pour 400 ml

**Bleu d'aniline à 1% dans l'eau** 1 Vol

40 ml

**Détergent** 1 Vol

40 ml

**K<sub>3</sub>PO<sub>4</sub> 0,2 M** 7 Vol

280 ml

**NaOH 1 M** 1Vol

40 ml

Toutes les solutions se conservent à 4°C.

## Références

Bleu d'aniline ou bleu lumière soluble dans l'eau : Prolabo 21 999.183

Tubes: godets ELKAY à fond conique 4 ml Prolabo 01 146.011 ref ELKAY 127-0018-000



## Annexe III.2.1

### EXTRACTION D'ADN méthode de J. BOUSQUET et al. 1990

#### 1-préparation du tampon

METTRE LE BAIN-MARIE A 65°C

- sortir le tampon d'extraction de la chambre froide et le mettre à réchauffer
- rajouter du  $\beta$ -mercaptoéthanol à 0,2%
- placer la préparation au bain-marie

#### 2-extraction

- peser **100 mg** de **feuilles séchées** (choisir les parties les plus vertes)
  - couper les feuilles en petits morceaux (à la main) et les mettre dans des mortiers
  - ajouter une pointe de spatule de sable de fontainebleau
  - ajouter de l'**azote liquide** et **broyer** en fine poudre
  - quand l'azote est évaporé, ajouter **1,5 ml** de **tampon d'extraction**
  - transférer dans un microtube de 2 ml
  - laisser incubé **30 min** sous **agitation** à **65°C** (bain-marie)
  - récupérer les tubes et ajouter **700  $\mu$ l** de **chloroforme /alcool isoamylique**
  - remuer **5 min.** par agitation douce (inversion des tubes à la main)
  - centrifuger **15 min** à **15300 rpm** à **température ambiante**
  - récupérer la phase supérieure à la micropipette (P1000) et la transvaser dans un microtube 1,5 ml (éventuellement recentrifuger quelques min. si des saletés ont été prélevées et retransvaser)
  - ajouter **1/10 du volume** récupéré **d'acétate de sodium**
  - compléter le tube avec de l'**isopropanol glacé**
  - mélanger doucement par retournements
  - laisser au congélateur -20°C ou -80°C
  - centrifuger **15 min** à **6000 rpm** à **4°C**
  - éliminer le surnageant en versant
  - rincer le culot par **700  $\mu$ l d'éthanol** par aspirations-refoulements
  - sécher au **speedvac** environ **5-10 min**, température médium
  - reprendre le culot par **50  $\mu$ l d'eau**, doucement par quelques aspirations-refoulements
- si il ne se dissout pas, laisser au bain-marie à 65°C au moins 1/2 heure (selon le degré de sécheresse du culot)

Conserver la solution ainsi réalisée à 4°C (quelques jours) ou à -20°C (si plus longtemps) en attendant le dosage

## **REACTIFS ET SOLUTIONS**

### **- tampon d'extraction**

- tris 100 mM..... : 10 ml de 1M
- NaCl 1,4M..... : 28 ml de 5M
- EDTA 20mM..... : 4 ml de 0,5M
- CTAB 2% (p/v) : 2 g
- eau pure..... : qsp 100 ml  
autoclaver

### **- chloroforme / alcool isoamylique, 24/1**

- Chloroforme..... : 24 vol
- alcool isoamylique : 1 vol

### **- acétate de sodium 3M, pH=5**

- pour 250 ml : - 57,81 g d'acétate de Na
- ajouter 200 ml d'eau pure
  - ajuster à pH=5 avec HCl 1N
  - qsp 250 ml d'eau pure
- Autoclaver

### **- isopropanol glacé (-20°C)**

### **- éthanol 70 % glacé (-20°C)**

### **- eau ultrapure stérile**

### **- azote liquide**

## **MATERIEL**

- grands mortiers + pilons
- bouteille thermos
- portoir pour microtubes
- microtubes 2 ml
- microtubes 1,5 ml
- micropipette P5000 ou P1000
- micropipette P1000
- micropipette P100
- papier absorbant
- cônes stériles P100, P1000, P5000
- bain-maire agité ou autre système thermostaté
- centrifugeuse réfrigérée



**EXTRACTION D'ADN**  
**méthode mini kit QIAGEN**

Allumer le bain-marie à 65 °C  
mettre le tampon AP1 à 65°C si il y a des cristaux

LYSE DES CELLULES

- peser 70 mg à 100 mg de matière fraîche (choisir les parties les plus vertes)
- couper les échantillons en petits morceaux (à la main) et les mettre dans les mortiers (ajouter une pointe de spatule de sable de Fontainebleau pour les échantillons fibreux)
- ajouter de l'azote liquide et broyer en fine poudre. Ne pas laisser l'échantillon se décongeler
- quand l'azote est évaporé, ajouter 400µl de tampon AP1  
le tampon peut congeler si le mortier est trop froid. Dans ce cas attendre la décongélation
- transférer dans un microtube de 1,5 ml
- ajouter 4 µl de RNase
- vortexer vigoureusement
- laisser incuber 10 min à 65°C (bain-marie). Mélanger 2 ou 3 fois par inversion

PRECIPITATION DES PROTEINES, POLYSACCHARIDES ET DETERGENT

- ajouter 130µl de tampon AP2
- mélanger au vortex
- incuber 5 min dans la glace

ELIMINATION DES DEBRIS ET PRECIPITES

- centrifuger 5 min à vitesse maximale
- verser le surnageant dans une colonne violette
- centrifuger 2 min à vitesse maximale
- transférer le filtrat dans un tube de 1,5 ml (non fourni) à la pipette. Estimer le volume recueilli

AJUSTEMENT DES CONDITIONS

- ajouter 0,5 ml de tampon AP3 et 1 volume d'éthanol 100%
- mélanger par aspirations-refoulements à la pipette

SEPARATION SUR RESINE ECHANGEUSE D'ANIONS

- disposer un volume d'échantillon de 650µl maximum sur une colonne blanche
- centrifuger 1 min à vitesse  $\geq 6000$  g
- éliminer le liquide du tube
- si l'échantillon avait un volume  $> 650\mu\text{l}$ , repasser le restant sur la même colonne blanche
- placer les colonnes sur de nouveaux tubes de 2 ml fournis (jeter les anciens)

LAVAGE

- mettre 500µl de tampon AW sur chaque colonne
- centrifuger 1 min à vitesse  $\geq 6000$  g
- éliminer le liquide du tube, puis y replacer la colonne
- remettre 500 µl de tampon AW sur chaque colonne
- centrifuger 2 min à vitesse maximale. La colonne doit sécher
- retirer précautionneusement les colonnes des tubes sans que la membranes ne touche le liquide, et les placer sur des tubes de 1,5 ml

### ELUTION

- ajouter 100µl de tampon AE à 65°C sur chaque colonne
- laisser au minimum 5 min à 65°C au bain-marie (attention à ce que des gouttes ne tombent pas sur les capuchons)
- centrifuger 1 min à vitesse  $\geq 6000$  g
- récupérer l'éluat et s'en servir pour une seconde élution (répéter les opérations ci-dessus)

Conserver la solution ainsi réalisée à 4°C (quelques jours) ou à -20°C (si plus longtemps) en attendant le dosage

### REACTIFS ET SOLUTIONS

Tout est fourni par le kit



## Reproductive Biology and the Evaluation of Genetic Diversity of the Leguminous Tree *Tamarindus indica* L. (Caesalpinioideae)

### Summary

The sustainable management of living resources requires firm understanding of the processes that influence their population dynamics and their genetic diversity. *Tamarindus indica* L., a species now pantropically distributed, of great economic interest, and whose populations are subject to human exploitation, is characterised by populations of small size, which in the sudano-sahelian zone of Africa are increasingly fragmented and often geographically isolated from one another.

Our study has shown that *Tamarindus indica* is a primarily outcrossing species that is partially self-incompatible. This incompatibility is based on both pre- and post-zygotic mechanisms. Visitors of *Tamarindus* flowers include *Apis mellifera*, *Xylocopa olivacea*, *Polistes fastidiosus*, *Trigona* sp., and *Megachile* sp. These insects are all generalists, visiting flowers of many other species as well. In the study area, two (partly overlapping) guilds of plants can be distinguished, those visited by *Apis mellifera* (*Parkia biglobosa*, *Vittelaria paradoxa*, *Combretum micranthum*, *Tamarindus indica*, *Dichrostachys glomerata*, *Acacia dudgeoni*, *Piliostigma thonningii*, *Ziziphus mauritiana*, *Combretum aculeatum*, *Feretia apodanthera*, *Piliostigma reticulatum*, *Mitragyna inermis* and *Balanites aegyptiaca*) and those visited by *Xylocopa olivacea* (*Tamarindus indica*, *Dichrostachys glomerata*, *Cassia sieberiana*, *Crotalaria micronata*, *Combretum aculeatum*, *Feretia apodanthera*).

Study of genetic variation showed that African and Asian populations of *T. indica* constitute two groups as defined by the neutral markers used (RAPD). Study of morphological diversity in comparative field trials of different provenances showed differences between populations of East and West Africa, the former being characterised by more rapid growth but also by a lower resistance to fire.

The *in situ* management of populations of *T. indica* should take into account these first results, which show that low fruit production and problems in regeneration of these populations are much more likely to be due to environmental constraints than to a low level of genetic diversity. Particular attention should be paid to maintaining the guilds of plants that provide the resources necessary for survival of the populations of important insect pollinators of *T. indica*.

**Key words:** *Tamarindus indica*, genetic diversity, reproductive biology, phenology, pollinators, breeding system, morphological characters, RAPD markers



## Biologie de la Reproduction et Evaluation de la Diversité Génétique chez une légumineuse : *Tamarindus indica* L. (Caesalpinioideae)

### RESUME

La gestion durable des ressources naturelles nécessite de bien comprendre les processus qui influencent la dynamique des populations et la diversité génétique des espèces. *Tamarindus indica* L., espèce pan-tropicale d'intérêt économique fortement soumise à l'exploitation humaine, se caractérise par des populations de petite taille, fragmentées et le plus souvent isolées géographiquement les unes des autres en zone soudano-sahélienne.

Nos travaux ont montré que *Tamarindus indica* est une espèce allogamme partiellement auto-incompatible. Cette incompatibilité est basée sur des mécanismes pré-zygotiques et post-zygotiques. Nous avons identifié *Apis mellifera*, *Xylocopa olivacea*, *Polistes fastidiosus*, *Trigona* sp., *Megachile* sp. comme des visiteurs de *T. indica*, ce sont des généralistes. Il existe deux guildes de plantes qui sont visitées respectivement par *Apis mellifera* (*Parkia biglobosa*, *Vittelaria paradoxa*, *Combretum micranthum*, *Tamarindus indica*, *Dichrostachys glomerata*, *Acacia dudgeoni*, *Piliostigma thonningii*, *Ziziphus mauritiana*, *Combretum aculeatum*, *Feretia apodanthera*, *Piliostigma reticulatum*, *Mitragyna inermis* et *Balanites aegyptiaca*) et par *Xylocopa olivacea* (*Tamarindus indica*, *Dichrostachys glomerata*, *Cassia sieberiana*, *Crotalaria micronata*, *Combretum aculeatum*, *Feretia apodanthera*).

L'étude de la variabilité génétique nous a permis de montrer que les populations d'Afrique et d'Asie constituent deux groupes d'après les marqueurs neutres utilisés (RAPD). L'étude de la diversité morphologique en essais comparatifs de provenances montre que les populations d'Afrique de l'Est sont différentes de celle de l'Ouest, elles ont une meilleure croissance mais semblent moins résistantes au feu.

La gestion *in situ* des peuplements de *T. indica* doit prendre en considération ces premiers résultats qui montrent que la faible production et les difficultés de régénération des peuplements sont vraisemblablement dues à des contraintes environnementales plutôt qu'à un faible niveau de diversité génétique. Une attention particulière devra être portée au maintien dans les formations des guildes végétales qui assurent les ressources nécessaires aux pollinisateurs de *Tamarindus indica*.

**Mots-clés :** *Tamarindus indica*, diversité génétique, biologie de la reproduction, phénologie, pollinisateurs, système de reproduction, caractères morphologiques, marqueurs RAPD.